重金属对昆虫的生态生理效应

杨世勇*, 黄永杰, 张 敏, 陈 竹, 谢建春

(安徽师范大学生命科学学院, 安徽芜湖 241000)

摘要: 本文综述了重金属对昆虫生态生理学研究的最新进展,指出了研究的不足和应着重关注的研究方向。短期重金属暴露对昆虫有急性毒性,而长期暴露有引起昆虫对重金属污染产生适应性进化的风险。重金属对昆虫的毒性依重金属浓度、暴露时间和染毒方式而异,也会通过食物链传递和积累而影响昆虫及其天敌之间的关系。重金属对昆虫的生理毒性包括降低血细胞或血淋巴内的能量物质、引起氧化还原平衡失调、抑制细胞免疫和体液免疫、破坏昆虫细胞或组织的完整性。昆虫对重金属胁迫的生理和生态适应包括对重金属的储存和排出,解毒相关蛋白的诱导,甚至重金属耐性的进化。

关键词: 昆虫; 环境污染; 重金属; 生态生理学; 适应性进化; 氧化还原平衡; 昆虫免疫; 能量物质; 耐药性

中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2015)04-0427-10

Ecophysiological effects of heavy metals on insects

YANG Shi-Yong*, HUANG Yong-Jie, ZHANG Min, CHEN Zhu, XIE Jian-Chun (School of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000, China)

Abstract: In this article the up-to-date progress of the ecophysiological effects of heavy metals on insects was reviewed, and the pitfalls concerning the ecophysiological studies of heavy metals on insects were also discussed. Short-term exposure to heavy metals may cause acute toxicity to insects, while chronic exposure probably results in adaptive evolution of insects to these inorganic materials. The toxicity of heavy metals is dependent on concentration, time of exposure and feeding patterns. The toxicity of heavy metals could also be transferred through prey-predator interaction. The physiological toxicity of heavy metals to insects includes decreased amount of energy materials in haemolymph and/or haemocytes, imbalance of redox state, suppression of cellular and/or humoral immunocompetence, and dis-integrity of insect cells and/or tissues. However, insects have developed physiological and ecological strategies to cope with the toxicity of heavy metals, *e. g.*, storage of heavy metals in specific tissues or organs, excretion of heavy metals through defecation and/or molting, induction of metal-detoxifying proteins and even development of local adaptation.

Key words: Insect; environmental pollution; heavy metal; ecophysiology; adaptive evolution; redox balance; insect immunity; energy material; pesticide resistance

重金属污染是威胁生态系统健康和生命支持系统安全的全球性环境问题。进入食物链中的重金属不仅会降低溪流和农田生态系统的昆虫多样性(Lefcort *et al.*, 2010),引起昆虫种群的局域性灭绝(Lefcort *et al.*, 2010),还能通过在食物链各营养级间传递和生物积累(Xie *et al.*, 2010; Cui *et al.*, 2011),最终威胁人类的健康(Zhuang *et al.*, 2009; Yi *et al.*, 2011)。昆虫是生态系统食物链和食物网的重要环节,在重金属的迁移、积累中起重要的调节和预警作用(Wan *et al.*, 2014)。直接或间接暴露都会对昆虫个体的生活史各组分和群体的繁衍产生或多或少的不利影响(孙虹霞等, 2007; Pölkki *et al.*, 2012)。长期胁迫甚至能引起昆虫对重金属的适应性进化,产生对重金属污染的局域适应(Posthuma and van Straalen, 1993)。

关于重金属对昆虫产生影响的文献较多,但关

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070338); 安徽省杰出青年科学基金项目(1108085J07); 安徽师范大学生物环境与生态安全省级重点实验室项目(060476)

作者简介: 杨世勇, 男, 1972 年生, 河南信阳人, 博士, 副教授, 主要从事污染生态学和种间关系研究, E-mail: shiyan@mail.ahnu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: shiyan@mail.ahnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-11-06; 接受日期 Accepted: 2015-03-05

于重金属昆虫生态毒理学的综述相对较少(牛长缨等, 2000; 孙虹霞等, 2007)。本文在大量查阅前人综述和研究论文的基础上,对重金属污染影响昆虫的生理机制及昆虫的适应策略进行总结,指出目前研究的不足和未来研究应着重关注的问题。

1 重金属对昆虫生活史关键组分的影响

环境(包括食物环境和栖息环境等)中的重金属对活体生物是一种不利的生态因子。昆虫抵御重金属胁迫的生理生态代价是食物消耗率、转化率和生长率的下降、发育历期延长、产卵量和卵孵化率降低、死亡率升高、发育畸形、种群增长受限、免疫力下降等(孙虹霞等, 2007)。

在饲料中添加 Cd^{2+} 显著延长了舞毒蛾 *Lymantria dispar* 4–6 龄幼虫的发育历期、减轻幼虫的体质量、减慢幼虫的相对生长率(Vlahović *et al.*, 2001, 2009, 2014; Mirčić *et al.*, 2013)。对印度短角稻蝗 *Oxya fuscovittata* 的研究表明,Cd^{2+} 胁迫明显降低短角稻蝗的日增重、生长速率、缩短幼虫寿命(Malakar *et al.*, 2009)。对黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的研究表明,Cd^{2+} 能显著缩短果蝇亲代和子代的平均寿命(梁露等, 2013)。饲料中高浓度 Cu^{2+} 对棕尾别麻蝇 *Boettcherisca peregrina* 亲代幼虫、蛹和成虫的体质量、体长、化蛹率、羽化率、交配率和产卵力均有不利影响,但这种不利影响不会遗传至下一代(吴国星等, 2007)。然而,Perez 和 Noriega (2014)的研究表明,重金属对亲代昆虫的影响可以影响到子代昆虫,如亚致死剂量的 Cu^{2+} 除抑制埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 幼虫和成虫的发育、减轻成虫体重、降低成虫繁殖力外,子代伊蚊的耐饥力也下降。王玉宏等(2014)研究也发现,亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 连续 3 代取食含 Cu^{2+} 饲料后,亲代和子代的生长、发育和生殖均受到明显抑制。饲料中的重金属 Zn^{2+} 能够降低斜纹夜蛾卵中卵黄原的量和卵重,使卵不能正常孵化(Shu *et al.*, 2009)。重金属污染还会对昆虫的繁殖潜力产生不利影响。大乳草蝽 *Oncopeltus fasciatus* 饮用了含 Cd^{2+} 污水后,卵黄原的合成受阻,而对照组卵黄原的合成不受影响,说明外源 Cd^{2+} 抑制了乳草蝽卵黄原的合成与表达(Cervera *et al.*, 2005)。总的来说,重金属对昆虫生理的影响有如下特征。

1.1 重金属对昆虫毒性的浓度依赖性

有研究表明,低浓度 Cd^{2+} (<1.0 mmol/L)对家蝇 *Musca domestica* 的发育几乎不产生影响,但高浓度 Cd^{2+} (>1.0 mmol/L)会降低家蝇卵的孵化率、幼虫的相对存活率、化蛹率和羽化率和百头平均重(Niu *et al.*, 2002)。Cd^{2+} 对舞毒蛾的毒性效应也与浓度有关(Li *et al.*, 2005; Mirčić *et al.*, 2010)。低浓度 Cd^{2+} (10, 30 和 50 mg/kg 饲料干重)暴露对舞毒蛾幼虫发育历期无影响,但高浓度 Cd^{2+} (100 和 250 mg/kg)暴露则延长 4 龄幼虫的发育历期,抑制其相对生长速率(Ilijin *et al.*, 2009)。低浓度 Zn^{2+} (2.5 mmol/L)延长而高浓度 Zn^{2+} (5~10 mmol/L)则缩短麦长管蚜 *Sitobion avenae* 的世代时间(张傲和赵惠燕, 2009)。同样,低浓度 Cu^{2+} (25~50 mg/kg)能显著降低斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 幼虫的存活率、化蛹率、蛹重、羽化率、净繁殖率和内禀增长率,并缩短世代时间,而高浓度 Cu^{2+} (100~200 mg/kg)则显著延长斜纹夜蛾种群的倍增时间(Huang *et al.*, 2012)。棉铃虫幼虫的近似消化率、食物转换效率和相对生长速率随饲料中 Cu^{2+}, Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 含量的不同而呈升高或下降趋势(Baghban *et al.*, 2014)。

1.2 重金属对昆虫的毒性依暴露时间不同而异

重金属对昆虫的急性毒性不明显,但长期效应可能十分显著。例如,Cd^{2+} 对豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的急性毒性不明显,但长期毒害效应显著(Laskowski, 2001)。长期亚致死剂量的 Cd^{2+} (10, 30 和 50 mg/g 饲料干重)暴露对舞毒蛾的幼虫历期无影响,但明显降低蛹质量,缩短蛹历期和成虫寿命(Mircvic *et al.*, 2010)。多世代重金属暴露后,昆虫甚至进化出相应的生态适应。如,当斜纹夜蛾幼虫连续 3 代暴露于 Ni^{2+} 污染的人工饲料后,幼虫的存活率、化蛹率和羽化率虽较对照下降,但下降趋势减慢(Sun *et al.*, 2007b)。重金属 Ni^{2+} 虽能诱导斜纹夜蛾血细胞的凋亡,但高浓度 Ni^{2+} 连续胁迫 3 个世代后,幼虫血细胞凋亡率受到抑制,再次证实 Ni^{2+} 胁迫对斜纹夜蛾幼虫血细胞的影响与细胞中 Ni^{2+} 的浓度和暴露时间有关(孙虹霞等, 2009)。在受 Zn^{2+} 连续胁迫 3 代的斜纹夜蛾幼虫中也观察到类似现象(夏嫱等, 2005)。大水蚤 *Daphnia magna* 暴露于高剂量 Zn^{2+} 下 2 个世代后,幼虫的生殖和生长均减慢,但经 3 个世代暴露后,未观察到幼虫生长和生殖的明显下降,说明多世代重金属暴露有增加水生昆虫重金属耐性的趋势(Vandegehuchte *et al.*, 2010)。但也有重金属胁迫对昆虫无明显影响的报道,如:叶甲 *Chrysolina pardalina* 在 Ni^{2+} 超富集植物

Berkheya coddii（Asteraeae）上连续取食4个世代后，种群增长不受任何影响（Mesjasz and Przybylowicz，2001）。

1.3　染毒方式影响重金属对昆虫的生物毒性

固态饲料中重金属的生物毒性通常高于液态饲料（Martin *et al.*，2007；Xie and Buchwalter，2011）。如，固态饲料中的 Cd^{2+} 对蜉蝣 *Centroptilum triangulifer* CAT和SOD活性以及还原型谷胱甘肽含量的影响明显高于水溶液中的 Cd^{2+}（Xie and Buchwalter，2011）。对粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 和桃蚜 *Myzus persicae* 的研究表明，昆虫的取食方式也影响重金属的毒性：咀嚼式昆虫比刺吸式昆虫更易受到寄主植物中重金属的毒害（Konopka *et al.*，2013）。

1.4　食物链中的重金属对昆虫的毒性

重金属是食物链和食物网中的重要污染物，较易通过土壤转移到植物体内而被昆虫吸收（Sinnett *et al.*，2010；Xie *et al.*，2010）。越来越多的研究证实了食物链在陆生和水生昆虫重金属生物转移和积累中的重要性（Xia *et al.*，2006；Croisetiere *et al.*，2006；Martin *et al.*，2007；Croteau and Luoma，2008；Xie *et al.*，2010；Gao *et al.*，2012；Winter *at al.*，2012）。重金属 Zn^{2+} 通过食物链和食物网传递到斜纹夜蛾的天敌体内，引起其寄生蜂的成虫寿命缩短、不能正常结茧（夏嫱，2005；夏嫱等，2006）。寄主植物中的重金属 Zn^{2+}，Cd^{2+} 和 Cu^{2+} 会引起菜蚜 *Brevicoryne brassicae* 的不对称性发育（Görür，2006；2009），降低麦长管蚜 *S. avenae* 的存活率和繁殖力（Gao *et al.*，2012）。Cu^{2+}，Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 进入食物链被食椰菜的粉纹夜蛾吸收后，幼虫和蛹的死亡率均升高（Larsen *et al.*，1994）。拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus* 连续3代捕食含 Cd^{2+} 黑腹果蝇后，幼蛛存活率、耐饥力和繁殖力下降，体型变小，发育延迟（张征田等，2011b，2012）。草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 取食含 Cu^{2+} 或 Cd^{2+} 的玉米后体质量明显下降，生长速率减慢（Winter *et al.*，2012）。棕尾别麻蝇体内的 Cd^{2+} 会因蝇蛹金小蜂 *Nasonia vitripennis* 的寄生而沿食物链传递，进而延缓后者的生长、发育和繁殖力（Ye *et al.*，2009）。虽然烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫的存活率随寄主植物中 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 含量的升高而下降，但不影响成虫的产卵（Kazemi-dinan *et al.*，2014）。除直接毒性外，Cu^{2+} 或 Cd^{2+} 还破坏植物和昆虫的化学通讯，使昆虫不能对寄主植物进行精确定位（Boyd，2010；Winter *et al.*，2012）。

2　重金属影响昆虫的毒理学机制

环境中的重金属可通过昆虫的呼吸、表皮和摄食等途径进入昆虫体内对昆虫的生长发育等产生影响（孙虹霞等，2007；Xu *et al.*，2009）。重金属能降低昆虫血淋巴中贮能物质的含量，造成细胞膜损伤，以及引起氧猝发和氧化-还原平衡的失调，但重金属对昆虫上述生理指标的影响也存在低浓度促进、高浓度抑制的反-U型效应（袁红霞等，2014）。

2.1　重金属降低昆虫血淋巴中贮能物质的含量

用添加了 Cd^{2+} 的人工饲料饲养舞毒蛾后，舞毒蛾组织和淋巴中的贮能物质海藻糖、糖原和脂质含量显著下降（Bischof，1995）。不仅如此，重金属 Cd^{2+}，Pb^{2+}，Cu^{2+} 和 Zn^{2+} 胁迫还能改变舞毒蛾血淋巴中氨基酸的组成，如苯丙氨酸和组氨酸的含量升高，而其他氨基酸的含量下降（Ortel，1995）。谢春等（2013a，2013b）研究表明，家蝇幼虫血淋巴能量物质的含量随饲料中重金属 Cd^{2+} 含量的升高和暴露世代数的增加而降低。Emre 等（2013）也发现高浓度 Cd^{2+}（20～40 mg/100 g 饲料）显著降低了大蜡螟 *Galleria mellonella* 血淋巴中的蛋白质、脂质和糖原含量。棉铃虫血淋巴中蛋白质、糖元、胆固醇和甘油三脂的含量随饲料中 Cu^{2+}，Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 浓度不同而上下波动（Baghban *et al.*，2014）。棕尾别麻蝇幼虫摄取含 Cd^{2+} 饲料5 d后，血淋巴中脂质、蛋白质和卡路里值显著下降（Wu *et al.*，2006），但重金属对昆虫能量物质的影响与昆虫种类和受胁迫的世代数存在一定的关联（孙虹霞等，2010a，2010b）。

2.2　重金属干扰昆虫血淋巴的氧化还原平衡

外源 Cd^{2+} 能诱导中华稻蝗 *Oxya chinesis* 的氧化胁迫，改变其抗氧化酶系统的活性（Li *et al.*，2005）。长期 Cd^{2+} 暴露会引起 Cd^{2+} 在中华稻蝗体内积累，诱导MDA产生，降低SOD和CAT活性，引起细胞损伤（Zhang *et al.*，2011）。Cr^{6+} 处理48 h可诱导中华稻蝗谷胱甘肽S-转移酶（GST）活性升高，而与昆虫体液免疫相关的酚氧化酶（phenoxidase，PO）活性呈下降趋势（刘耀明等，2013）。在对斜纹夜蛾幼虫的研究中也发现类似现象（Shu *et al.*，2011）。饲料中 Cd^{2+} 污染能引起大蜡螟细胞膜多元不饱和脂肪酸降解产生丙二醛（MDA），引起超氧化物歧化酶（SOD）活性升高而过氧化氢酶（CAT）活性下降（Emre *et al.*，2013）。在用含 Pb^{2+} 和 Cr^{6+} 饲料饲养的大蜡螟中也观察到类似现象（Wu and Li，2015）。

Cd^{2+} 和 Cu^{2+} 暴露均引起跳虫 *Folsomia candida* 的膜脂过氧化水平升高，虽然抗氧化系统如谷胱甘肽、谷胱甘肽还原酶、GST 和 CAT 等被活化，但仍不足以阻止 Cu^{2+} 和 Cd^{2+} 所造成的氧化损伤（Maria *et al.*，2014）。舞毒蛾对饲料中 Cd^{2+} 的反应还存在龄期特异性：饲料中的 Cd^{2+} 明显降低 3 龄和 5 龄幼虫的活性氧清除能力，而 6 龄幼虫的活性氧清除能力明显升高（Mircic *et al.*，2010），但也有 Cd^{2+} 对各龄舞毒蛾幼虫的 SOD 活性均无明显影响的报道（Mircic *et al.*，2013）。

2.3 重金属破坏昆虫细胞和组织的结构和完整性

饲料中的重金属 Cu^{2+} 和 Cd^{2+} 使棕尾别麻蝇中肠变短、变厚、变黑，线粒体浓缩、肿胀和溶解，引起马氏管变短、变薄、肿胀和囊泡化，影响对营养的吸收和消化（Wu *et al.*，2009）。含 Cd^{2+}（10，100 和 250 mg/kg）饲料能诱导舞毒蛾 4 龄幼虫前脑侧内 A2 神经分泌神经元及神经核变大（Ilijin *et al.*，2009）。外源 Cd^{2+} 对棕尾别麻蝇的血细胞有急性毒害效应，引起血细胞膜受损、染色质凝集、线粒体和内质网等细胞器明显减少；此外，Cd^{2+} 还降低棕尾别麻蝇血细胞的免疫功能（李艳敏等，2010）。在受 Cd^{2+} 胁迫的斜纹夜蛾中也观察到染色质凝集和不规则核膜等现象（Shu *et al.*，2012a）。对污染区的雏蝗 *Chorthippus brunneus* 样本进行彗星试验发现，DNA 拖尾现象明显（Augustyniak *et al.*，2014）；在以含 Cd^{2+} 海德氏果蝇 *Drosophila hydei* 为食的橱柜蜘蛛 *Steatoda grossa* 血细胞和中肠腺细胞中也检测到明显的 DNA 拖尾现象（Stalmach *et al.*，2015）。以上两研究结果说明重金属 Cd^{2+} 破坏了遗传物质的功能和完整性，对蛛形目节肢动物有遗传毒性。

此外，环境中的重金属 Cd^{2+} 有类激素的作用，能干扰昆虫的内分泌功能。Planelló 等（2010）研究发现，Cd^{2+} 短期暴露能激活摇蚊 *Chironomus riparius* 蜕皮激素受体基因的表达，从而干扰昆虫的内分泌代谢。

2.4 重金属抑制昆虫的细胞免疫和体液免疫

重金属通常对昆虫的免疫防御系统有抑制作用，从而增加昆虫被感染的机率（Grześ，2010a）。研究表明，重金属 Cd^{2+} 会引起家蝇血细胞形态和吞噬活力的改变，增加原血细胞的数量，而减少巨噬细胞的数量（Borowska and Pyza，2011）。秋白尺蛾 *Epirrita autumnata* 取食涂抹了高浓度 Cu^{2+} 和 Ni^{2+} 的白桦叶片后，血淋巴的包囊率明显下降，而适量 Cu^{2+} 和 Ni^{2+} 会增强秋白尺蛾血淋巴的细胞免疫功能（van Ooik *et al.*，2007，2008）。用添加了 5 mg/kg Ni^{2+} 的人工饲料喂养斜纹夜蛾两个世代后，斜纹夜蛾 5 龄幼虫的 PO 活力和包囊率均显著升高；同浓度处理下，第 3 代幼虫的 PO 活力和血淋巴包囊率仍持续升高，但高浓度 Ni^{2+} 暴露会降低斜纹夜蛾幼虫的相对生长率和免疫反应的速率（Shu *et al.*，2011）。对大蜡螟的研究表明，亚致死剂量的 Ni^{2+} 能降低大蜡螟血淋巴的 PO 活力，幼虫对白僵菌的抵抗力也随之下降（Dubovskiy *et al.*，2011）。对新陆原伏蝇 *Protophormia terraenovae* 的研究表明，重金属 Cu^{2+} 对亲代包囊率的影响可传递到下一代，导致子代幼蝇体液免疫力的下降（Pölkki *et al.*，2012）。Wu 和 Li（2015）的研究表明，高浓度 Pb^{2+} 和 Cr^{6+} 对大蜡螟的细胞免疫和体液免疫均有抑制作用。

3 昆虫对重金属的适应机理

重金属污染是昆虫适应性进化的生态因子之一，其功能类似于“工业黑化”（Mikkola and Rantala，2010）。昆虫为适应这种定向选择，也演化出了独特的行为、生理和生化解毒功能以减轻过量重金属的危害，维持机体内环境的稳态。例如，不管环境中 Cd^{2+} 浓度如何，栖居于富 Cd^{2+} 生境中的黑蚁 *Lasius niger* 只在体内贮存 40 mg/kg 的重金属 Cd^{2+}，说明该黑蚁能通过某种行为或生理途径限制机体对环境中 Cd^{2+} 的摄取和积累、甚至可能通过分泌重金属的方式减少重金属在机体的积累（Grześ，2009）。通常来说，昆虫适应重金属的方式包括以下几种途径。

3.1 昆虫对重金属的贮存和积累

为减轻重金属的中毒症状和重金属对机体的损伤，昆虫通常将摄入的过量重金属沉积在具消化、存储或分泌功能的器官中，如消化道、外表皮、脂肪体、马氏管和生殖器官等（孙虹霞等，2007）。昆虫中肠在离子调节和矿物质吸收方面起重要作用，其柱形细胞内的金属颗粒可沉积胞内过量重金属离子，使细胞免受重金属的毒害作用，同时，中肠的溶酶体也可沉淀大量金属离子（Ballen-Dufrancais，2002；孙虹霞等，2007）。家蝇所摄取的 Cd^{2+} 主要贮存在消化道内（Niu *et al.*，2002）。斜纹夜蛾也主要将所摄取的 Ni^{2+}, Zn^{2+} 和 Pb^{2+} 等重金属积累在消化道内（Sun *et al.*，2007；Shu *et al.*，2009，2012a，2012b；Ding *et al.*，2013）。金属间的相互作用会增加 Cu^{2+}，Zn^{2+} 和 Ni^{2+} 在七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 体

内的积累(Green and Walmsley, 2013)。直翅目和半翅目的某些昆虫在体内所积累的 Ni^{2+} 高达 0.5 mg/g 时仍不出现任何中毒症状,人们通常将这种昆虫称之为金属超富集昆虫(Boyd, 2009)。

3.2　昆虫对重金属的排出和适应

通过粪便排泄和蜕皮是昆虫减轻重金属毒害的有效机制(孙虹霞等, 2007)。研究表明,斜纹夜蛾幼虫体内的重金属会随蜕皮或粪便而排出一部分,其余大部分残留在虫体内(Boyd, 2009; 丁平等, 2012),老熟幼虫体内的重金属则积累在体内随羽化而转移到成虫,从而产生生殖毒性,引起雌性成虫产卵天数减少、产卵量和卵孵化率下降(舒迎花等, 2012)。但斜纹夜蛾能通过粪便排出所摄取的 Cd^{2+},有效减少了 Cd^{2+} 向成虫传递而引起的生殖毒害(丁平等,2012)。黄粉虫 *Tenebrio molitor* 发育过程中每次蜕皮幼虫体内 Cd^{2+} 含量均呈下降趋势,长期胁迫下,幼虫体内的 Cd^{2+} 在变态发育后下降(Lindqvist and Block, 1995)。金甲虫 *Chrysocarabus splendens* 幼虫也能通过排粪和蜕皮作用的调节而控制体内的 Cd^{2+} 含量(Scheifler *et al.*, 2002)。生活在 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 污染区的弹尾虫 *Orchesella cincta* 通过延长 Cd^{2+} 在中肠上皮细胞中的滞留时间,通过蜕皮排出 Cd^{2+} 和 Zn^{2+} 等方式适应土壤污染环境(Posthuma *et al.*, 1992; Sterenborg and Roelofs, 2003)。另一种弹尾虫白符跳 *Folsomia candida* 能通过中肠细胞的褪皮作用排出 57.3% 的 Cu^{2+}(李晓勇等, 2012)。

基因调节是耐 Cd^{2+} 弹尾虫耐性进化的主要来源,长期 Cd^{2+} 暴露下弹尾虫会形成适应性进化(Costa *et al.*, 2012),如:雏蝗体内谷胱甘肽的含量和谷胱甘肽依赖型酶的活力并不随重金属暴露时间延长而升高,上述两参数的值反而低于对照组和低污染区(Augustyniak *et al.*, 2009)。受昆虫金属应答转录因子-1(metal-responsive transcription factor 1, MTF-1)所调控的金属硫蛋白的表达在昆虫对重金属的耐性中起重要作用;此外,基因的顺式调控(gene *cis*-regulation)也是昆虫重金属耐性进化的原因之一(Janssens *et al.*, 2009)。经多代 Cd^{2+} 胁迫后, Cd^{2+} 对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫存活率、发育历期和末龄幼虫重的影响均减弱,幼虫血淋巴的抗氧化能力也随暴露世代的延长而下降(Kafel *et al.*, 2012a, 2012b),对重金属的富集指数升高(Kafel *et al.*, 2014)。最低有效 Cd^{2+} 浓度(30 mg/kg)长期暴露能增强舞毒蛾血淋巴蛋白酶的表型可塑性(Vlahović *et al.*, 2014)。菜粉蝶 *Pieris rapae* 甚至能主动选择重金属富集量少的天蓝遏蓝菜 *Thlaspi caerulescens* 叶片(Jhee *et al.*, 1999),说明植物积累重金属是植物的一种防取食策略,昆虫选择性取食则是一种适应策略。

3.3　重金属对昆虫解毒酶的诱导

昆虫的代谢解毒酶主要有 3 类:酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶(GST)和细胞色素 P450 单加氧酶(P450),它们都是与昆虫耐药性有关的酶。昆虫解毒酶也因重金属胁迫而产生适应性应答反应。短期 Cd^{2+} 胁迫会诱导舞毒蛾碱性磷酸酶的适应性应答,如磷酸酶同功酶的敏感性和变异指数增加(Vlahović *et al.*, 2009)。Vlahović等(2012, 2013)还观察到短期和长期 Cd^{2+} 胁迫均能诱导舞毒蛾非特异性酯酶的表达。饲料中的 Zn^{2+} 对不同发育期斜纹夜蛾幼虫的羧酸酯酶和 GST 均有诱导作用(Zhang *et al.*, 2014)。亚致死及以下浓度的 Ni^{2+} 能诱导大蜡螟血淋巴 GST 活力升高(Dubovsky *et al.*, 2011)。多世代 Pb^{2+} 暴露后,斜纹夜蛾幼虫中肠和脂肪体中 P450s 基因的表达量增加(Zhou *et al.*, 2012b),对农药氯氰菊酯的抗性增强(Zhou *et al.*, 2012a, 2012b)。

3.4　金属结合蛋白和热激蛋白的诱导

金属硫蛋白(metallothionein, MT)是一类富含半胱氨酸的低分子量金属结合蛋白,能够与 18 种金属离子结合(Ryvolova *et al.*, 2011),主要起转运、储存金属离子,清除自由基和激活锌调节蛋白的作用(牛长缨等, 2000; Ryvolova *et al.*, 2011; 赵之伟等, 2013)。MT 最主要、最基本的功能是与金属离子结合,从而解除或降低重金属的生物毒性(牛长缨等, 2000; Vašák, 2005; 赵之伟等, 2013)。如,刺夹长足摇蚊 *Tanypus punctipennis* 就将所吸收的60%的重金属 Cd^{2+} 隔离在 MT 中(Rosabal *et al.*, 2014)。重金属 Cu^{2+}, Cd^{2+}, Hg^{2+}, Ni^{2+}, Zn^{2+} 和 Au^{3+} 等都能诱导 MT 在昆虫体内的表达,尤以 Cd^{2+} 和 Zn^{2+} 的诱导力最强(牛长缨等, 2000)。赵之伟等(2013)和 Janssens 等(2009)都曾对 MT 及其功能进行过详细综述。

MT 因对重金属胁迫的敏感性而被视为生物应答环境胁迫的标志物(Maria *et al.*, 2014)。亚致死剂量的 Cu^{2+} 也能诱导埃及伊蚊中肠内 MT 表达量的显著升高(Perez and Noriega, 2014)。有研究表明, Cd^{2+} 污染区弹尾虫 MT 基因的表达水平明显高于对照区,说明在污染生境中自然选择对于 MT 表达水平高的基因型有利(Sterenborg and Roelofs, 2003)。Roelofs 等(2009)指出,弹尾虫能通过 MT 顺式调控(*cis*-regulation)中的结构改变对 MT 过表达型进行选择,从而进化出耐性生态型。

重金属暴露能诱导节肢动物 MT 的表达。如,家蝇经热胁迫和 Cd^{2+} 处理后,在其 cDNA 中检测到两个 MT 基因的表达,并证实其表达产物有结合重金属的功能(Tang *et al*., 2011)。在中华水稻蝗中也发现了两个 MT 基因(*OcMT*1 和 *OcMT*2);采用 pET-28a 质粒将这两个 MT 基因转化到大肠杆菌 *Escherichia coli* 后, MT 过表达的 *E. coli* 对 Cd^{2+} 的耐性明显升高,菌体存活率明显高于对照(Liu *et al*., 2014)。Cd^{2+} 能显著诱导拟水狼蛛(张征田等, 2011a)和冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* MT 的表达(Mireji *et al*., 2012)。食物中的 Ni^{2+} 和 Zn^{2+} 能够诱导中肠细胞 MT 的表达(Sun *et al*., 2007; Shu *et al*., 2012b)。研究还发现,果蝇细胞甚至能够自动识别不同的重金属,并激活相应的防御反应,如 Cu^{2+} 和 Cd^{2+} 污染后果蝇 S_2 细胞的 MTF-1 在 DNA 上的结合位点不同,说明结合位点的选择与金属特异性的转录活化有关(Sims *et al*., 2012)。近期, Nguyen 等(2014)又在果蝇耐 Cd^{2+} 品系的 X 染色体上发现了一个不依赖于 MT 表达但与重金属耐性有关的基因。

此外,热激蛋白(heat-shock protein, HSP)也是昆虫抵御重金属胁迫的适应性策略之一。一定浓度的 Zn^{2+} 能诱导 HSP70/90 在斜纹夜蛾脂肪体、中肠和外表皮中表达(Shu *et al*., 2011)。短期 Cd^{2+} 暴露也能诱导摇蚊 HSP70 的表达(Planelló *et al*., 2010)。斜纹夜蛾幼虫体内亚细胞结构中的热激蛋白是隔离和分泌 Cd^{2+} 的主要组分,幼虫通过寄主植物千穗苋 *Amaranthus hypochondriacus* 而摄入的 Cd^{2+} 主要积累在 HSP 中(Ding *et al*., 2013)。石蝇目(Plecoptera)的多种昆虫也主要将其所摄取的 Cd^{2+} 积累在含 HSP 的细胞器如微粒体中(Martin *et al*., 2007)。Cd^{2+} 多代暴露后, 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫头部的 HSP 含量明显高于仅暴露 1 代的幼虫(Kafel *et al*., 2012a),说明长期 Cd^{2+} 暴露或能诱导昆虫 HSP 的适应性进化。

4 存在的问题及研究前景

长期以来,研究人员多关注重金属的短期毒理测试,而忽略了一些化合物的积累特性和累积效应,因此未能观察到重金属胁迫对昆虫种群动态的影响(孙虹霞等, 2007)。因此,应在短期毒理测试的基础上,加大长期、多世代重金属污染胁迫的毒理效应研究。毒理测试的时间尺度应至少为研究对象生命期望值的 2/3(Laskowki, 2001)。

在研究内容上,研究人员多着眼于分析昆虫对重金属的吸收、转运、解毒和抗性以及重金属对昆虫生长、繁殖的影响,而在微观层次上的研究尚有待加强,特别是昆虫对重金属胁迫适应的分子机理的研究。

在重金属影响昆虫个体发育和种群动态的具体机制上,仍存在诸多争议。如,有研究指出,重金属引起的昆虫细胞程序性死亡与昆虫的发育有关(夏嫱等, 2005; Filipiak *et al*., 2010),但重金属诱导的免疫抑制也可以影响昆虫的寿命、发育、生育力和存活率(吴国星等, 2007; Malakar *et al*., 2009; Shu *et al*., 2009; Vlahović *et al*., 2009; Grześ, 2010a; Mirčić *et al*., 2013)。从细胞、器官和机体衰老的机理分析,重金属胁迫产生的活性氧自由基,会直接损伤生物大分子(Zhang *et al*., 2011; Mirčić *et al*., 2013),进而缩短昆虫的寿命,影响昆虫的生殖。因此,重金属对昆虫发育生物学的研究也值得深入开展。

参考文献(References)

Augustyniak M, Babcaynska A, Augustyniak M, 2009. Does the grasshopper *Chorthippus brunneus* adapt to metal polluted habitats: a study of gluthione-dependent enzymes in grasshopper nymphs. *Insect Sci*., 16(1): 33-42.

Augustyniak M, Orzechowska H, Kędziorski A, Sawczyn T, Dolezych B, 2014. DNA damage in grasshopper's larvae - comet assay in environmental approach. *Chemosphere*, 96(2): 180-187.

Baghban A, Sendi JJ, Zibaee A, Khosravi R, 2014. Effects of heavy metals (Cd, Cu and Zn) on feeding indices and energy reserves of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Plant Prot. Res*., 54(4): 367-373.

Ballen-Dufrancais C, 2002. Localization of metals in cells of pterygote insects. *Microsc. Res. Techniq*., 56(6): 403-420.

Bischof C, 1995. Effects of heavy metal stress on carbohydrate and lipid concentrations in the haemolymph and total body tissue of parasitized *Lymantria dispar* L. larvae (Lepidoptera). *Comp. Biochem. Physiol*., 112(1): 87-92.

Borowska J, Pyza E, 2011. Effects of heavy metals on insect immunocompetent cells. *J. Insect Physiol*., 57(6): 760-770.

Boyd RS, 2009. High-nickel insects and nickel hyperaccumulator plants: a review. *Insect Sci*., 16(1): 19-31.

Boyd RS, 2010. Heavy metal pollutants and chemical ecology: exploring new frontiers. *J. Chem. Ecol*., 36(1), 46-58.

Cervera A, Maymó AC, Martínez-Pardo R, Garcerá MD, 2005. Vitellogenesis inhibition in *Oncopeltus fasciatus* females (Heteroptera: Lygaeidae) exposed to cadmium. *J. Insect Physiol*., 51(8): 895-911.

Costa D, Mariën J, Janssens TKS, van Gestel CAM, Driessen G, Sousa JP, van Straalen NM, Roelofs D, 2012. Influence of adaptive evolution of cadmium tolerance on neutral and functional genetic variation in *Orchesella cincta*. *Ecotoxicology*, 21(7): 2078 – 2087.

Croisetiere L, Hare L, Tessier A, 2006. A field experiment to determine the relative importance of prey and water as sources of As, Cd, Co, Cu, Pb, and Zn for the aquatic invertebrate *Sialis velata*. *Environ. Sci. Technol.*, 40(3): 873 – 879.

Croteau MN, Luoma SN, 2008. A biodynamic understanding of dietborne metal uptake by a freshwater invertebrate. *Environ. Sci. Technol.*, 42(5): 1801 – 1806.

Cui B, Zhang Q, Zhang K, Liu X, Zhang H, 2011. Analyzing trophic transfer of heavy metals for food webs in the newly-formed wetlands of the Yellow River Delta, China. *Environ. Pollut.*, 159(5): 1297 – 1306.

Ding P, Zhuang P, Li Z, Li ZA, Xia H, Lu H, 2013. Accumulation and detoxification of cadmium by larvae of *Prodenin litura* (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on Cd-enriched amaranth leaves. *Chemosphere*, 91(1): 28 – 34.

Ding P, Zhuang P, Li ZA, Xia HP, Tai YP, Lu HP, 2012. Transfer characteristics of cadmium in soil-vegetable-insect food chain. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 23(11): 3116 – 3122. [丁平，庄萍，李志安，夏汉平，邰义萍，卢焕萍，2012. 镉沿土壤-蔬菜-昆虫食物链的传递特征. 应用生态学报，23(11): 3116 – 3122]

Dubovskiy IM, Grizanova EV, Ershova NS, Rantala MJ, Glupov VV, 2011. The effects of dietary nickel on the detoxification enzymes, innate immunity and resistance to the fungus *Beauveria bassiana* in the larvae of the greater wax moth *Galleria mellonella*. *Chemosphere*, 85(1): 92 – 96.

Emre I, Kayis T, Coskun M, Dursun O, Cogun HY, 2013. Changes in antioxidative enzyme activity, glycogen, lipid, protein, and malondialdehyde content in cadmium-treated *Galleria mellonella* larvae. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 106: 371 – 377.

Gao HH, Zhao HY, Du C, Deng MM, Du EX, Hu ZQ, Hu XS, 2012. Life table evaluation of survival and reproduction of the aphid, *Sitobion avenae*, exposed to cadmium. *J. Insect Sci.*, 12(1): 1 – 9.

Görür G, 2006. Developmental instability in cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) populations exposed to heavy metal accumulated host plants. *Ecol. Indic.*, 6(4): 743 – 748.

Görür G, 2009. Zinc and cadmium accumulation in cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) host plants and developmental instability. *Insect Sci.*, 16(1): 65 – 71.

Green ID, Walmsley K, 2013. Time-response relationships for the accumulation of Cu, Ni and Zn by seven-spotted ladybirds (*Coccinella septempunctata* L.) under conditions of single and combined metal exposure. *Chemosphere*, 93(1): 184 – 189.

Grześ IM, 2010. Ants and heavy metal pollution – a review. *Eur. J. Soil. Biol.*, 46(6): 350 – 355.

Huang D, Kong J, Seng Y, 2012. Effects of heavy metal Cu^{2+} on growth, development, and population dynamics of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Entomol.*, 105(1): 288 – 294.

Ilijin L, Perić-Mataruga V, Radojičić R, Lazarević J, Nenadović V, Vlahović M, Mrdaković M, 2009. Effects of cadimium on protocerebral neurosecretory neutrons and fitness components in *Lymantria dispar* L. *Folia Biol* (*Kraków*), 58(1 – 2): 91 – 99.

Janssens TKS, Roelofs D, van Straalen NM, 2009. Molecular mechanisms of heavy metal tolerance and evolution in invertebrates. *Insect Sci.*, 16(1): 3 – 18.

Jhee EM, Dandrigdge KL, Christy AM, Pollard AJ, 1999. Selective herbivory on low-zinc phenotypes of the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* (Brassicaceae). *Chemoecology*, 9(1): 93 – 95.

Kafel A, Nowak A, Bembenek J, Szczygiel J, Nakonieczny M, Swiergosz-Kowalewska R, 2012a. The localization of HSP70 and oxidative stress indices in heads of *Spodoptera exigua* larvae in a cadmium-exposed population. *Ecotox. Environ. Safe.*, 78(1): 22 – 27.

Kafel A, Rozpędek K, Szulińska E, Zawisza-Raszka A, Migula P, 2014. The effects of cadmium or zinc multigenerational exposure on metal tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 21(6): 4705 – 4715.

Kafel A, Zawisza-Raszka A, Szulińska E, 2012b. Effects of muligenerational cadmium exposure of insects (*Spodoptera exigua* larvae) on anti-oxidant response in haemolymph and developmental parameters. *Environ. Pollut.*, 162(1): 8 – 14.

Kazemi-Dinan A, Thomaschky S, Stein RJ, Krämer U, Müller C, 2014. Zinc and cadmium hyperaccumulation acts as deterrents towards specialist herbivores and impede the performance of a generalist herbivore. *New Phytol.*, 202(2): 628 – 639.

Konopka JK, Hanyu K, Macfie SM, McNeil JN, 2013. Does the response of insect herbivores to cadmium depend on their feeding strategy? *J. Chem. Ecol.*, 39(4): 546 – 554.

Larsen KJ, Litsch AL, Brewer SR, Taylor DH, 1999. Contrasting effects of sewage sludge and commercial fertilizer on egg to adult development of two herbivorous insect species. *Ecotoxicology*, 3(1): 94 – 109.

Laskowski R, 2001. Why short-term bioassays are not meaningful – effects of a pesticide (imidacloprid) and a metal (cadmium) on pea aphids (*Acyrthosiphon pisum* Harris). *Ecotoxicology*, 10(1): 177 – 183.

Lefcort H, Vancura J, Lider EL, 2010. 75 years after mining ends stream insect diversity is still affected by heavy metals. *Ecotoxicology*, 19(8): 1416 – 1425.

Li L, Liu X, Guo Y, Ma E, 2005. Activity of the enzymes of the antioxidative system in cadmium-treated *Oxya chinensis* (Orthoptera Acridoidae). *Environ. Toxicol. Pharmacol.*, 20(4): 412 – 416.

Li XY, Luo YM, Ke X, Sun MM, 2012. Assimilation and excretion of copper contained in food by soil collembolan (*Folsomia candida*). *Asian Journal of Exotoxicology*, 7(4): 395 – 400. [李晓勇，骆永明，柯欣，孙明明，2012. 土壤跳虫(*Folsomia candida*)对食物中铜污染物的吸收和排泄. 生态毒理学报，7(4): 395 – 400]

Li YM, Fang Q, Hu C, Ye GY, 2010. Effects of cadmium on hemocyte number, encapsulation and morphology in *Boettcherisca peregrina* (Diptera: Scarophagidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(9): 969 – 977. [李艳敏，方琦，胡萃，叶恭银，2010. 重金属 Cd^{2+} 对棕尾别麻蝇血细胞数量、包囊作用和形态结构的影响. 昆虫学报，53(9): 969 – 977]

Liang L, Mao X, Guan DL, Zhang M, 2013. Effect of cadmium on the life span, reproductive capacity and the hereditability analysis of *Drosophia melanogaster*. *Journal of Safety and Environment*, 13

(6): 4-8. [梁露, 毛雪, 管德龙, 张敏, 2013, 镉对果蝇寿命及生殖力的影响及其可遗传性分析. 安全与环境学报, 13(6): 4-8]

Lindqvist L, Block M, 1995. Excretion of cadmium during moulting and metamorphosis in *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 111C: 325-328.

Liu Y, Wu H, Kou L, Liu X, Zhang J, Guo Y, Ma E, 2014. Two metallothioein genes in *Oxya chinensis*: molecular characteristics, expression patterns and roles in heavy metal stress. *PLoS ONE*, 9 (11): e112759.

Liu YM, Yang HM, Zhang YP, Wu HH, Zhang JZ, Ma EB, Guo YP, 2013. Acute effects of Cd^{2+} and Cr^{3+} on detoxification enzymes and polyphenol oxidase in *Oxya chinensis*. *Journal of Agro-Environment Science*, 32(7): 1321-1327. [刘耀明, 杨慧敏, 张育平, 吴海花, 张建珍, 马恩波, 郭亚平, 2013. 镉和铬急性染毒对中华稻蝗解毒酶及多酚氧化酶的影响. 农业环境科学学报, 32(7): 1321-1327]

Malakar C, Ganguly A, Haldar P, 2009. Influence of cadmium on growth, survival and clutch size of a common Indian short horned grasshopper, *Oxya fuscovittata*. *American-Eurasian J. Toxicol. Sci.*, 1(1): 32-36.

Maria VL, Ribeiro MJ, Amorim MJB, 2014. Oxidative stress biomarkers and metallothionein in *Folsomia candida*-response to Cu and Cd. *Environ. Res.*, 133(2): 164-169.

Martin CA, Luoma SN, Cain DJ, Buchwalter DB, 2007. Cadmium ecophysiology in seven stonefly (Plecoptera) species: delineating sources and estimating susceptibility. *Environ Sci. Technol.*, 41 (2): 7171-7177.

Mesjasz-Przybylowicz J, Przybylowicz WJ, 2001. Phytophagous insects associated with the Ni-hyperaccumulating plant *Berkheya coddii* (Asteraeae) in Mpumalanga. *South Afr. J. Sci.*, 97 (11&12): 596-598.

Mikkola K, Rantala MJ, 2010. Immune defence, a possible nonvisual selective factor behind the industrial melanism of moths (Lepidoptera). *Biol. J. Linn. Soc.*, 99: 831-838.

Mirčić D, Blagojević D, Mataruga-Perić V, Llijinet L, Mrdaković M, Vlahović M, Lazarević J, 2013. Cadmium effects on the fitness-related traits and antioxidative defense of *Lymantria dispar* L. larvae. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 20(1): 209-218.

Mirčić D, Janković-Tomanić M, Nenadović V, Franeta F, Lazarević J, 2010. The effects of cadmium on the life history traits of *Lymantria dispar* L. *Arch. Biol. Sci.*, 62(4): 1013-1020.

Mireji PO, Keating J, Hassauali A, Impoinvil DE, Mbogo CM, Muturi MN, Nyambaka H, Kenya EU, Githure JI, Beier JC, 2012. Expression of metallothionein and α-tubulin in heavy metal-tolerant *Anopheles gambiae sensu stricto* (Diptera: Culididae). *Ecotox. Environ. Safe.*, 73(1): 46-50.

Nguyen AH, Alotomare LE, Catharine Mcelwain M, 2014. Decreased accumualtion of cadmium in *Drosophia* selected for resistance suggests a mechanism independent of metallothionein. *Biol. Trace Ele. Res.*, 160(1): 245-249.

Niu C, Jiang Y, Lei C, Lei CL, Hu C, 2002. Effects of cadmium on housefly: influence on growth and development and metabolism during metamorphosis of housefly. *Insect Sci.*, 9(1): 27-33.

Niu CY, Lei CL, Hu C, 2000. Study on the metallothionein of insects. *Entomological Knowledge*, 37(4): 244-247. [牛长缨, 雷朝亮, 胡萃, 2000. 昆虫金属结合蛋白的研究. 昆虫知识, 37(4): 244-247]

Ortel J, 1995. Changes in protein content and free amino acid composition in metal-contaminated gypsy moth larvae (*Lymantria dispar* L., Lymantriidae, Lepidoptera). *Comp. Biochem. Physiol. C*, 112(3): 291-298.

Perez MH, Noriega FG, 2014. Sublethal metal stress response of larvae of *Aedes aegypti*. *Physiol. Entomol.*, 39(2): 111-119.

Planelló R, Martínez-Guitarte JL, Morcillo G, 2010. Effect of acute exposure to cadmium on the expression of heat-shock and hormone-nuclear receptor genes in the aquatic midge *Chironomus riparius*. *Sci. Total Environ.*, 408(7): 1598-1603.

Pölkki M, Kangassalo K, Rantala MJ, 2012, Transgenerational effects of heavy metal pollution on immune defense of the blow fly *Protophormia terraenovae*. *PLoS ONE*, 7(6): e38832.

Posthuma L, Hogervorst RF, van Straalen NM, 1992. Adaptation to soil pollution by cadmium excretion in natural populations of *Orchesella cincta* (L.) (Collembola). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 22 (1): 146-156.

Posthuma L, Van Straalen NM, 1993. Heavy-metal adaptation in terrestrial invertebrates: a review of occurrence, genetics, physiology and ecological consequences. *Comp. Biochem. Physiol. C*, 106(1): 11-38.

Roelofs D, Janssens TKS, Timmermans, MJTN, Nota B, Mariën J, Bochdanovits Z, Ylstra B, van Straalen NM, 2009. Adaptive differences in gene expression associated with heavy metal tolerance in the soil arthropod *Orchesella cincta*. *Mol. Ecol.*, 18 (15): 3227-3239.

Rosabal M, Ponton DE, Campbell PGC, Hare L, 2014. Uptake and subcellular distribution of cadmium and selenium in transplanted aquatic insect larvae. *Environ. Sci. Technol.*, 48 (21): 12654-12661.

Ryvolova M, Krizkova S, Adam V, Beklova M, Trnkova L, Hubalek J, Kizek R, 2011. Analytical methods for metallothionein detection. *Curr. Anal. Chem.*, 7(3): 243-261.

Scheifler R, Vaufleury AG, Toussaint ML, Badot PM, 2002. Transfer and effects of cadmium in an experimental food chain involving the snail *Helix aspersa* and the predatory carabid beetle *Chrysocarabus splendens*. *Chemosphere*, 48(6): 571-579.

Shu Y, Du Y, Wang J, 2011. Molecular characterization and expression patterns of *Spodoptera litura* heat shock protein 70/90, and their response to zinc stress. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 158 (1): 102-110.

Shu Y, Gao Y, Sun H, Zou Z, Zhou Q, Zhang G, 2009. Effects of zinc exposure on the reproduction of *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae). *Ecotox. Environ. Safe.*, 72 (8): 2130-2136.

Shu Y, Zhang G, Wang J, 2012a. Response of the common cutworm *Spodoptera litura* to zinc stress: Zn accumulation, metallothionein and cell ultrastructure of the midgut. *Sci. Total Environ.*, 438(1): 210-217.

Shu YH, Du Y, Wang JW, 2012b. 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，2012b. 铅胁迫对斜纹夜蛾生长发育和生殖的影响. 应用生态学报，23(6)：1562 – 1568］

Sims HI, Chirn GW, Marr MT, 2012. Single nucleotide in the MTF-1 binding site can determine metal-specific transcription activation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(4): 16516 – 16521.

Sinnett D, Hutchings TR, Hodson ME, 2010. Food-chain transfer of zinc from contaminated *Urtica dioica* and *Acer pseudoplatanus* L. to the aphids *Microlophium carnosum* and *Drepanosiphum platanoidis* Schrank. *Environ. Pollut.*, 158(2): 267 – 271.

Stalmach M, Wilzeck G, Wilczek P, Skowronek M, Mędrzak M, 2015. DNA damage in haemocytes and midgut gland cells of *Steaboda grossa* (Theridiidae) spiders exposed to food contaminated with cadmium. *Exotoxicol. Environ. Safe.*, 113(3): 353 – 361.

Sterenborg I, Roelofs D, 2003. Field-selected cadmium tolerance in the springtail *Orchesella cincta* is correlated with increased metallothionein mRNA expression. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 33(7): 741 – 747.

Sun HX, Dang Z, Xia Q, Tang WC, Zhang GR, 2011. The effects of dietary nickel on the immune response of *Spodoptera litura* Fabricius larvae. *J. Insect Physiol.*, 57(7): 954 – 961.

Sun HX, Liu Y, Zhang GR, 2007a. Effects of heavy metal pollution on insects. *Acta Entomologica Sinica*, 50(2): 178 – 185.［孙虹霞，刘颖，张古忍，2007a. 重金属污染对昆虫生长发育的影响. 昆虫学报，50(2)：178 – 185］

Sun HX, Shu YH, Tang WC, Wang Q, Zhou Q, Zhang GR, 2007b. Nickel accumulation and its effects on the survival rate of *Spodoptera litura* Fabricius under continuous nickel stress. *Chin. Sci. Bull.*, 52(14): 1957 – 1963.

Sun HX, Xia Q, Tang WC, Zhang GR, Dang Z, 2010a. Regulation of energy reserves in the hemolymph of *Spodoptera litura* Fabricius larvae under nickel stress. *Acta Entomologica Sinica*, 53(4): 361 – 368.［孙虹霞，夏嫱，唐文成，张古忍，党志，2010a. Ni^{2+}胁迫对斜纹夜蛾幼虫血淋巴中能量物质水平的适应性调节. 昆虫学报，53(4)：361 – 368］

Sun HX, Xia Q, Tang WC, Zhang GR, Dang Z, 2010b. Effects of dietary nickel on the energy reserves in the hemolymph of different developmental stages of *Spodoptera litura* Fabricius. *Acta Ecologica Sinica*, 30(12): 3239 – 3246.［孙虹霞，夏嫱，唐文成，张古忍，党志，2010b. Ni^{2+}对不同发育阶段斜纹夜蛾虫体血淋巴能量物质的影响. 生态学报，30(12)：3239 – 3246］

Sun HX, Xiang Q, Tang WC, Zhou Q, Zhang GR, Dang Z, 2010. Effects of dietary nickel on apoptosis of hemycytes of *Spodoptera litura* (Fabricicus) larvae. *Chin. Sci. Bull.*, 54(4 – 5): 3702 – 3709.

Sun HX, Zhou Q, Tang WC, Sun YH, Zou ZW, Zhang GR, 2007. Metallothionein expression induced by nickel accumulation in the midgut of *Spodoptera litura* Fabricius larvae exposed to nickel. *Chin. Sci. Bull.*, 52(23): 3227 – 3232.

Tang T, Huang DW, Zhang D, Wu Y, Murphy RW, Liu F, 2011. Identification of two metallothionein genes and their roles in stress responses of *Musca domestica* toward hypherthermy and cadmium tolerance. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 160(1): 81 – 88.

van Ooik T, Pausio S, Rantala MJ, 2008. Direct effects of heavy metal pollution on the immune function of a geometrid moth, *Epirrita autumnata*. *Chemosphere*, 71(10): 1840 – 1844.

van Ooik T, Rantala MJ, 2007. Local adaptation of an insect herbivore to a heavy metal contaminated environment. *Ann. Zool. Fenn.*, 47(3): 215 – 222.

van Ooik T, Rantala MJ, Salminen JP, Yang S, Neuvonen S, Ruuhola T, 2012. The effects of simulated acid rain and heavy metal pollution on the mountain birch-autumnal moth interaction. *Chemoecology*, 22(4): 251 – 262.

Vandegehuchte MB, Vandenbrouck T, Coninck DD, De Coen WM, Janssen CR, 2010. Gene transcription and higher-level effects of multigenerational Zn exposure in *Daphnia magna*. *Chemosphere*, 80(9): 1014 – 1020.

Vašák M, 2005. Advances in metallothionein structure and functions. *J. Trace Elem. Med. Biol.*, 19(1): 13 – 17

Vlahović M, Ililin L, Lazarrvić J, Mrdaković M, Gavrilović A, Matić D, Mataruga VP, 2014. Cadmium-induced changes of gypsy moth larval mass and protease activity. *Comp. Biochem. Physiol. C*, 160(1): 9 – 14.

Vlahović M, Lazarević J, Perić-Mataruga V, Ilijin L, Mrdaković M, 2009. Plastic response of larval mass and alkaline phosphatase to cadmium in the gypsy moth larvae. *Ecotox. Environ. Safe.*, 72(4): 1148 – 1155.

Vlahović M, Mataruga VP, Ilijin L, Mrdaković M, Mirčić D, Todorović D, Lazarević J, 2012. Changes in activity of non-specific esterases in cadmium treated *Lymantria dispar* larvae. *Ecotoxicology*, 21(2): 370 – 378.

Vlahović M, Mataruga VP, Mrdaković M, Matić D, Lazarević J, Nenadović V, Ilijin L, 2013. Enzymatic biomarkers as indicators of dietary cadmium in gypsy moth caterpillars. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 20(5): 3447 – 3455.

Wan TL, Liu S, Tang QY, Cheng JA, 2014. Heavy metal bioaccumulation and mobility from rice plants to *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) in China. *Environ. Entomol.*, 43(3): 654 – 661.

Wang YH, Li BT, Tang LM, 2014. Effects of copper stress on the growth and reproduction of *Ostrinia furnacalis* Guenée. *Scientia Agricultura Sinica*, 47(3): 473 – 481.［王玉宏，李保同，汤丽梅，2014. 铜胁迫对亚洲玉米螟生长发育和生殖的影响. 中国农业科学，47(3)：473 – 481］

Winter TR, Borkowski L, Zeier J, Rostás M, 2012. Heavy metal stress can prime for herbivore-induced plant volatile emission. *Plant Cell Environ.*, 35(7): 1287 – 1298.

Wu G, Li Y, 2015. Effects of dietary heavy metals on the immune and antioxidant systems of *Galleria mellonella* larvae. *Comp. Biochem. Physiol. C*, 167(1): 131 – 139.

Wu GX, Gao X, Ye GY, Hu C, Cheng JA, 2007. Effects of dietary copper on the growth, development and reproduction of *Boettcherisca peregrine* (Diptera: Sarcophagidae) in the parental generation and first filial generation. *Acta Entomologica Sinica*, 50(10): 1042 – 1048.［吴国星，高熹，叶恭银，胡萃，程家安，2007. 取食重金属铜对棕尾别麻蝇亲代和子代生长发育与繁殖的影响. 昆虫学报，50(10)：1042 – 1048］

Wu GX, Gao X, Ye GY, Li K, Hu C, Cheng JA, 2009. Ultrastructural alteration in midgut and malpighian tubules of *Boettcherisca peregrina* exposure to cadmium and copper. *Ecotox. Environ. Safe.*, 72(4): 1137 – 1147.

Wu GX, Ye GY, Hu C, Chang JA, 2006. Accumulation of cadmium and its effects on growth, development and haemolymph biochemical compositions in *Boettfherisca peregrina* larvae (Diptera: Sarcophagidae). *Insect Sci*., 13(1): 31–39.

Xia Q, 2005. Effect of Heavy Metals Ni^{2+} and Zn^{2+} Stress on *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) and Its Larval Parasitoid *Microplitis* sp. (Hymenoptera: Braconidae). PhD Dissertation, Sun Yat-Sen University, Guangzhou. [夏嫱, 2005. 重金属 Ni^{2+}、Zn^{2+} 胁迫对斜纹夜蛾及其寄生蜂的影响研究. 广州: 中山大学博士学位论文]

Xia Q, Hu XJ, Shu YH, Sun HX, Zhang GR, Gu DX, 2006. Survival and development of *Microplitis bicoloratus* Chen on larvae of *Spodoptera litura* Fabricius stressed by heavy metal zinc. *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 387–392. [夏嫱, 胡新军, 舒迎花, 孙虹霞, 张古忍, 古德祥, 2006. 在受重金属 Zn^{2+} 胁迫的斜纹夜蛾幼虫寄主上双斑侧沟茧蜂的生存和发育. 昆虫学报, 49(3): 387–392]

Xia Q, Sun HX, Hu XJ, Shu YH, De GX, Zhang GR, 2005. Heavy metal Zn^{2+} induced apoptosis of hemocytes of *Spodoptera litura* (Fabricicus) larvae. *Chin. Sci. Bull*., 50(23): 2613–2626.

Xie C, Wu JW, Guo G, Zhang PF, 2013a. Effect of cadimum on energy materials in hemolymph of *Musca domestica* larvae. *Journal of Environment and Health*, 30(4): 127–130. [谢春, 吴建伟, 国果, 张鹏飞, 2013a. 镉对家蝇幼虫血淋巴能量物质的影响. 环境与健康杂志, 30(4): 127–130]

Xie C, Wu JW, Liu LY, Li L, Guo G, 2013b. Effects of multigenerational cadmium stress on cadmium and free amino acid in hemolymph of the *Musca domestica* larvae. *Journal of Environment and Health*, 30(10): 865–868. [谢春, 吴建伟, 刘利亚, 李磊, 国果, 2013b. 多代镉胁迫对家蝇幼虫血淋巴中镉和游离氨基酸的影响. 环境与健康杂志, 30(10): 865–868]

Xie L, Buchwalter DB, 2011. Cadmium exposure route affects antioxidant response in mayfly *Centroptilum triangulifer*. *Aquat. Toxicol*., 105(3): 199–205.

Xie L, Funk DH, Buchwalter DB, 2010. Trophic transfer of Cd from natural periphyton to the grazing mayfly *Centroptilum triangulifer* in a life cycle test. *Environ. Pollut*., 158(1): 272–277.

Xu J, Wang Y, Luo YM, Song J, Ke X, 2009. Effects of copper, lead and zinc in soil on egg development and hatching of *Folsomia candida*. *Insect Sci*., 16(1): 51–55.

Ye GY, Dong SZ, Dong H, Hu C, Shen ZC, Cheng JA, 2009. Effects of host (*Boettcherisca peregrina*) copper exposure on development, reproduction and vitellogenesis of the ectoparasitic wasp, *Nasonia vitripennis*. *Insect Sci*., 16(1): 43–50.

Yi Y, Yang Z, Zhang S, 2011. Ecological risk assessment of heavy metals in sediment and human health risk assessment of heavy metals in fishes in the middle and lower reaches of the Yangtze River basin. *Environ. Pollut*., 159(10): 2575–2585.

Yuan HX, Chu F, Qin FJ, Liu J, He YQ, Liu H, 2014. Effects of cadmium exposure on the lipid peroxide content and the antioxidant enzyme activity and mRNA expression in the fat body in the silkworm, *Bombyx mori*. *Acta Entomologica Sinica*, 57(2): 168–175. [袁红霞, 褚峰, 秦粉菊, 刘佳, 何亚清, 刘航, 2014. 镉胁迫对家蚕脂肪体脂质过氧化物含量及抗氧化酶活性和 mRNA 表达的影响. 昆虫学报, 57(2): 168–175]

Zhang A, Zhao HY, 2009. Ecogenetic effects of heavy metals Zn^{2+} on the aphid *Sitobion avenae* (Fabricius). *Journal of Northwest A&F University* (*Natural Science Edition*), 37(11): 131–137. [张傲, 赵惠燕, 2009. Zn^{2+} 胁迫对麦长管蚜种群生态遗传学的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 37(11): 131–137]

Zhang Y, Sun G, Yang M, Wu H, Zhang J, Song S, Ma E, Guo Y, 2011. Chronic accumulation of cadmium and its effects on antioxidant enzymes and malondialdehyde in *Oxya chinensis* (Orthoptera: Acridoidea). *Ecotox. Environ. Safe*., 74(5): 1355–1362.

Zhang YP, Song DN, Wu HH, Yang HM, Zhang JZ, Li LJ, Ma EB, Guo YP, 2014. Effect of dietary cadmium on the activity of glutathione S-transferase and carboxylesterase in different developmental stage of the *Oxya chinensis* (Orthoptera: Acridoidea). *Environ. Entomol*., 43(1): 171–177.

Zhang ZT, Yu MY, Pang ZL, Xia M, Du RQ, Yang FF, Peng Y, 2011a. Effects of cadmium on metallothionein content in *Pirata subpiraticus* (Araneae: Lycosidae) and its growth and development. *Acta Entomologica Sinica*, 54(3): 293–298. [张征田, 余明玉, 庞振凌, 夏敏, 杜瑞卿, 杨方方, 彭宇, 2011a. 重金属 Cd^{2+} 对拟水狼蛛体内金属硫蛋白含量及生长发育的影响. 昆虫学报, 54(3): 293–298]

Zhang ZT, Zhang GF, Zhang HC, Pang ZL, Wang QL, Xia M, 2012. Cadmium assimilation and elimination and biological response in *Pirata subpiraticus* (Araneae: Lycosidae) fed on cadmium diets. *Acta Ecologica Sinica*, 32(5): 1363–1369. [张征田, 张光锋, 张虎成, 庞振凌, 王庆林, 夏敏, 2012. 拟水狼蛛对食物中镉的吸收和排泄及生物学响应. 生态学报, 32(5): 1363–1369]

Zhang ZT, Zhang HC, Wang QL, Pang ZL, Liang ZA, Xia M, Du RQ, 2011b. Changes in developmental duration, starvation tolerance and cadmium content in *Pirata subpiraticus* (Araneae: Lycosidae) fed on diets with cadmium. *Acta Entomologica Sinica*, 54(11): 997–1002. [张征田, 张虎成, 王庆林, 庞振凌, 梁子安, 夏敏, 杜瑞卿, 2011b. 取食加 Cd^{2+} 食物后拟水狼蛛发育历期、耐饥力和体内 Cd^{2+} 含量的变化. 昆虫学报, 54(11): 997–1002]

Zhao ZW, Cao GH, Li T, 2013. Research progress of metallothionein. *Journal of Yunnan University* (*Natural Sciences*), 35(3): 390–398. [赵之伟, 曹冠化, 李涛, 2013. 金属硫蛋白的研究进展. 云南大学学报(自然科学版), 35(3): 390–398]

Zhou J, Shu Y, Zhang G, Zhou Q, 2012a. Lead exposure improves the tolerance of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) to cypermethrin. *Chemosphere*, 88(4): 507–513.

Zhou J, Zhang G, Zhou Q, 2012b, Molecular characterization of cytochrome P450 CYP6B47 cDNAs and 5′-flanking sequence from *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae): its response to lead stress. *J. Insect Physiol*., 58(5): 726–736.

Zhuang P, Zou H, Shu W, 2009. Biotransfer of heavy metals along a soil-plant-insect-chicken food chain: field study. *J. Environ. Sci*., 21(6): 849–853.

(责任编辑: 赵利辉)