

## 연초포장에서 발생하는 복숭아혹진딧물(*Myzus persicae* Sulz.)의 Esterase 분류

채순용<sup>\*</sup> · 김상석<sup>1</sup> · 정성은<sup>2</sup> · 장영덕<sup>3</sup>

한국인삼연초연구원, <sup>1</sup>한국담배인삼공사, <sup>2</sup>한남대학교 생물학과, <sup>3</sup>충남대학교 농과대학 농생물학과  
(1999년 6월 1일 접수)

## Classification of Esterase of the Green Peach Aphid (*Myzus persicae* Sulz.) collected in Tobacco fields

Soon-Yong Chae<sup>\*</sup>, Sang-Seock Kim<sup>1</sup>, Seong-Eun Jeong<sup>2</sup> and Young-Duck Chang<sup>3</sup>

Korea Ginseng and Tobacco Research Institute, Taejon 305-345, Korea,

<sup>1</sup> Korea Tobacco & Ginseng Corporation, Taejon 306-712, Korea

<sup>2</sup> Department. of Biology, Han Nam University, Taejon 300-791, Korea

<sup>3</sup> Department. of Agriculture. and Biology., College of Agriculture, Chungnam National University,  
Taejon 305-764, Korea

(Received June 1, 1999)

**ABSTRACT** : Classification of esterase isozymes of the apterous green peach aphids (*Myzus persicae* Sulzer) collected in tobacco fields were investigated by the native polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE). A total of twelve esterase bands were identified in adult apterous aphid, and the difference of enzyme band activity in the clones was observed at the first and second bands group. Esterases of green peach aphids reacted with specific substrate were more stained  $\alpha$ -naphthyl acetate than  $\alpha$ -naphthyl propionate, and  $\alpha$ -naphthyl acetate more than  $\beta$ -naphthyl acetate. Twelve esterases on the basis of inhibition by the three types of inhibitors (organophosphates :  $2.5 \times 10^{-3}M$  paraoxon,  $4 \times 10^{-3}M$  DFP; eserine sulfate :  $2 \times 10^{-3}M$  eserine; sulfhydryl reagents :  $2 \times 10^{-3}M$  p-HMB) were classified into three class, namely, cholinesterase (ChE) I, II, carboxylesterase (CE) and arylesterase (ArE), and these classes contained 3, 4, 3 and 2 isozymes, respectively.

**Key words** : Green peach aphid (*Myzus persicae* Sulzer), esterase, PAGE

Esterase는 일반적으로 carboxylic ester 결합의 가수분해를 촉매하는 효소로 알려져 있는데 이 효소는 기질의 이용이나 여러 가지 저해제에 대한 반응 정도 등에 의해 크게 carboxylesterase,

arylesterase, cholinesterase, acetylesterase 등으로 구분하여 사용되고 있으며(Bush 등, 1970; Healy 등 1991), 특히 곤충에서는 외부에서 체내로 들어오는 살충제 같은 이물질들을 분해시켜 저항성을

\* 연락처자 : 305-345, 대전광역시 유성구 신성동 302, 한국인삼연초연구원

\* Corresponding author : Korea Ginseng and Tobacco Research Institute, 302 Shinsung-Dong, Yusong-Ku, Taeion 305-345, Korea

유발하여 농작물에 직접적인 피해를 준다 (Devonshire, 1975).

복숭아혹진딧물은 연초포장에서 감자 바이러스 Y(PVY)를 매개하여 많은 피해를 주는데 esterase에 대한 연구를 살펴보면 *M. persicae*에서 살충제 저항성의 정도는 복숭아진딧물의 total carboxylesterase의 활성과 일치한다고 하였으며(Needham과 Sawicki, 1971; Blackman과 Devonshire, 1978; Field 등, 1993), esterase의 활성증가로 인하여 유기인계 살충제가 체내에서 가수분해 됨으로 인하여 진딧물에 대한 살충력을 잃게 되어 진딧물이 유기인계 살충제에 대하여 저항성을 나타낸다고 하였다(Devonshire와 Moores, 1982). 또한 복숭아혹진딧물인 *M. persicae*와 담배진딧물 *M. nicotianae*는 동일한 살충제 저항성 기작을 가지는데 살충제에 저항성을 보이는 염색체 타입이 정상인 것과 염색체 전이형은 esterase의 활성이 높았으며 이들 유전자간의 sequence homology가 매우 높음을 보고하였다(Field 등, 1994).

이처럼 살충제 저항성에 관련이 있는 esterase에 관한 많은 연구가 수행되고 있지만 우리나라 연초포장에서 발생하는 복숭아혹진딧물에 대한 esterase에 관한 연구는 거의 이루어져 있지 않은 상태이다. 따라서 본 연구는 연초포장에서 발생하는 복숭아혹진딧물 무시성충의 살충제 저항성에 대한 기초자료를 얻기 위하여 esterase의 패턴과 기질의 이용 및 저해제에 대한 특성을 확인하기 위하여 실시하였다.

## 재료 및 방법

### 공시충

본 시험에 사용된 복숭아혹진딧물은 연초 재배포장에서 적색 계통과 녹색 계통의 복숭아혹진딧물 무시충을 채집하여 클론별로 선발하였다. 선발된 무시충은 플라스틱 용기(11×13cm)에 넣은 연초(*Nicotiana tabacum* cv. Burley 21)의 잎에 접종하여 항온기(25±1℃, 16시간의 광주진)에서 2~3일 간격으로 먹이를 갈아주면서 단위생식을 통해서 번식토록 한 무시성충의 진딧물을 공시충으로 사용하였다.

### Native polyacrylamide slab gel electrophoresis

적색 계통과 녹색 계통의 복숭아혹진딧물 무시충 성충에 변성을 방지하기 위하여 phenylthiourea(PTU)를 소량 넣고, Ringer's 용액(128mM NaCl, 1.8mM CaCl, 1.3mM KCl, pH 7.4)을 40%(w/v)로 첨가한 후 균질화 시킨 다음 3,500g로 10분간 원심분리하여 상등액을 취하여 -70℃ 냉동기에 넣어 분석시까지 보관하였다.

전기영동을 위한 시료는 20% sucrose(w/v)와 10% glycerine(v/v)이 함유된 1M Tris/HCl sample buffer(pH 6.8)와 동량으로 희석하여 사용하였다. 전기영동은 7cm×8cm×0.75mm vertical mighty slab gel unit(Hoefler scientific instrument)를 사용하였다. 8% separating gel과 2.5% stacking gel을 사용하여 6.5μl 씩 시료를 loading하여 처음 30분 동안은 10mA로, 그 이후에는 20mA로 전기영동을 실시하였으며 tracking dye는 bromophenol blue를 사용하였다. Running buffer로는 250mM Tris-glycine buffer(pH 8.0)를 사용하였고, separating gel buffer는 10% glycerin(v/v)이 함유된 2.5M Tris/HCl gel buffer(pH 8.1)을, 그리고 stacking gel buffer로는 1M Tris/HCl(pH 6.8)을 사용하였다. 전기영동이 끝난 후 esterase의 염색을 위하여 0.5% 기질과 1% Fast Blue RR salt가 첨가된 0.1M phosphate buffer(pH 6.6)에 gel을 각각 담그어 암상태(37℃)에서 발색 반응을 시킨 후 분석하였다.

Substrate로는 α-naphthyl acetate, β-naphthyl acetate, α-naphthyl propionate 그리고 α-naphthyl butyrate을 사용하였다. 염색이 끝난 시료는 100% ethanol과 10% acetic acid를 3 : 2로 혼합한 액으로 30분간 고정된 후 8% acetic acid에 보관하였다.

### Esterase 저해제 처리

Esterase의 저해제에 대한 특이성을 알아보기 위하여 전기영동이 끝난 gel을 organophosphate인 2.5×10<sup>-3</sup>M paraoxon(diethyl p-nitrophenyl phosphate), 4×10<sup>-3</sup>M DFP(diisopropyl fluorophosphate), carbamate계인 2×10<sup>-3</sup>M eserine(eserine sulfate), 그리고 2×10<sup>-3</sup>M p-HMB(p-hydroxy

mercuribenzoate)이 각각 함유된 0.1M phosphate buffer(pH 6.6)에 25°C 암상태로 30분간 처리한 후 저해제를 처리하지 않은 gel과 비교 분석하였다. 저해제들에 대한 반응 특성을 고려하여 Bush 등 (1970)과 Healy 등(1991)의 분류 방법에 따라서 esterase를 Table 1과 같이 저해제에 대한 반응에 따라 cholinesterase, carboxylesterase, arylesterase, acetylerase 등으로 구분하였다.

Table 1. Classification of esterases by inhibitors

Enzymes	Inhibitors*			
	Paraoxon	DFP	Eserine	p-HMB
Cholinesterase	+	+	+	
Carboxylesterase	+	+	-	
Arylesterase	-	-	-	+
Acetylerase	-	-	-	-

\* Paraoxon = diethyl p-nitrophenyl phosphate, DFP = diisopropyl fluorophosphate, Eserine = eserine sulfate, p-HMB = p-hydroxy mercuribenzoate

## 결과 및 고찰

### 복숭아혹진딧물 esterase의 패턴

각 지역의 연초 재배 포장에서 채집한 복숭아혹진딧물의 무시성충 클론들 사이에서 esterase 패턴 변이를 native polyacrylamide slab gel로 전기영동을 실시하여 확인한 결과 무시성충 진딧물의 esterase의 밴드는 모두 12개의 밴드로 분리 확인되었으며, 상대적 전기 이동정도에 따라 크게 4개의 그룹으로 구분되었다. 진딧물의 클론들 사이에서 esterase 활성의 차이는 carboxylesterase로 확인된 3번째 밴드에서 많이 나타났는데 전주 지역에서 채집한 진딧물에서 특히 많은 차이를 보였다 (Fig. 1, Table 2).

복숭아혹진딧물의 살충제 저항성과 esterase의 활성과는 밀접한 관련이 있는데 유기인계 살충제에 저항성을 보이는 복숭아혹진딧물에서 분리된 7개의 밴드 중에서 4번째 esterase 밴드가 높은 활성을 보여 살충제에 대한 저항성과 감수성 진딧물

의 구별에 활용될 수 있음을 시사하였으며(Devonshire, 1975), 일본의 여러 지역에서 채집한 복숭아혹진딧물에서 높은 살충제 저항성을 보이는 진딧물에서는 높은 esterase 활성이 나타났다고 하였다(Takada, 1979, 1986). 그리고 carboxylesterase의 활성이 낮은 복숭아혹진딧물은 유기인계 살충제와 카바메이트계 살충제에 대하여 감수성이었고 중간 정도의 carboxylesterase 활성을 보인 진딧물은 유기인계 살충제에 대해 약간의 저항성을 보이며 그리고 강한 esterase 활성을 보인 복숭아혹진딧물들은 dimethoate에 대해 126배, demeton-S-methyl에 17배의 강한 저항성을 보였다고 하였다(Sawicki 등, 1978). 이처럼 본 실험에서 복숭아혹진딧물 사이에 있어서 esterase 활성의 차이를 보이고 carboxylesterase로 확인된 두 번째 밴드 그룹이 살충제에 대한 저항성과 관련이 있으리라 생각된다(Table 3).

### 기질 특이성

각지역의 연초 포장에서 발생한 복숭아혹진딧물 클론들 사이의 esterase 동위효소별 기질의 이용도를 조사한 결과는 Table 2에서 보는 바와 같은데 esterase는 전반적으로  $\alpha$ -naphthyl propionate 보다 짧은 산기를 지닌  $\alpha$ -naphthyl acetate에 높은 반응성을 보였고,  $\beta$ -naphthyl acetate 보다는  $\alpha$ -naphthyl acetate를 더 선호하는 것으로 나타났다. 또한 cholinesterase의 경우 cholinesterase I 은  $\beta$ -naphthyl acetate의 사용시에 높은 발색도를 보였으나 cholinesterase II는 반응성을 나타내지 않았다. 한편 11, 12번째 밴드인 arylesterase의 경우에는  $\alpha$ -naphthyl propionate에는 반응성을 보이지 않았으며  $\alpha$  및  $\beta$ -naphthyl acetate의 사용시 발색이 이루어지는 특이성이 나타났다.

Carboxylesterase는 효소 활성의 반응에 있어서 pH, 기질 및 온도 등에 여러 가지 조건에 의해 다르게 나타나며(Owusu 등, 1993), 발생 단계나 조직 부위에 따라서도 esterase의 활성이 다르지만(Healy 등 1991) 복숭아혹진딧물의 esterase의 활성 정도와 살충제 저항성 등의 연관 실험에 있어서는  $\alpha$ -naphthyl acetate를 기질로 사용하는 것이 가장 유용하리라 생각된다.

Table 2. Substrate specificity of nonspecific esterases in *Myzus persicae*

Band Groups	No. of bands	Rm*	Substrates			Enzyme types
			$\alpha$ -Naphthyl acetate	$\beta$ -Naphthyl acetate	$\alpha$ -Naphthyl propionate	
		(-)				
I	1	0.13	+++	+++	+++	cholinesterase I
	2	0.16	+++	+++	+++	cholinesterase I
II	3	0.33	++	++	+++	carboxylesterase
	4	0.38	++	+	+++	cholinesterase I
	5	0.43	++	-	++	carboxylesterase
	6	0.47	++	-	-	carboxylesterase
III	7	0.65	++	-	++	cholinesterase II
	8	0.67	++	-	++	cholinesterase II
	9	0.69	++	-	++	cholinesterase II
	10	0.72	++	-	++	cholinesterase II
IV	11	0.84	++	++	-	arylesterase
	12	0.86	++	++	-	arylesterase
		(+)				

\* Rm : Relative mobility

\*\* Substrate utilization of nonspecific esterases showed (+++) highest to (+) lowest detectable expression and (-) no expression.

### Esterase 저해제 특이성 및 분류

복숭아혹진딧물의 esterase의 분류는 세가지 타입의 저해제, 즉 organophosphate, eserine sulfate, 그리고 sulfhydryl reagent의 esterase 저해제에 대한 반응 특성을 기준으로 분류를 실시하였다(Bush 등, 1970; Healy 등, 1991). 기질의 가수분해에 의해 생성된  $\alpha$ -naphthol이 dye salt와 결합함에 따라 효소의 활성이 있는 위치에 insoluble pigment가 나타나는데, 복숭아혹진딧물 무시성충의 클론별로 7.5% native polyacrylamide slab gel 상에서 esterase를 분석한 결과 12개의 밴드가 확인되었다(Table 3). 이러한 밴드들을 대상으로 esterase 저해제 즉, organophosphate, eserine sulfate, 그리고 sulfhydryl reagent에 대한 감수성 정도에 따라 동위효소를 분석한 결과, 유기인계 계통의 저해제인

paraoxon( $2.5 \times 10^{-3}M$ )과 DFP( $4 \times 10^{-3}M$ )에 의해서는 12개의 모든 esterase 밴드들이 저해되었고(Fig. 1, 2), eserine( $2 \times 10^{-3}M$ )에 의해서는 3번과 5, 6번 그리고 11, 12번째 밴드들은 저해되지 않았으나 1, 2번과 4번 그리고 7, 8, 9, 10번째 밴드들은 완전히 저해되었다(Fig. 3). 그리고 p-HMB( $2 \times 10^{-3}M$ )에 의해서는 1, 2번과 3, 4, 5번 밴드는 저해되지 않았으며 6번과 7, 8, 9, 10번 그리고 11, 12번째 밴드가 매우 저해되었다(Fig. 4). 이와 같은 결과를 토대로 연초 재배 포장에서 발견되는 복숭아혹진딧물에서는 cholinesterase, carboxylesterase 및 arylesterase 등 세가지 isozyme으로 구분되었는데 cholinesterase는 p-HMB 저해제에 의한 반응에 따라 다시 두 그룹으로 나뉘었다. 즉 1, 2, 4번째 밴드는 cholinesterase I으로서 p-HMB에 의해 거

의 저해되지 않았으나 7, 8, 9, 10번째 밴드는 완전히 저해되어 cholinesterase II로서 확인되었다. Paraoxon과 DFP에 의해서만 저해되는 3, 5, 6번째 밴드는 carboxylesterase로서 그리고 paraoxon과 DFP 및 p-HMB에 의해서 저해되는 11, 12번째 밴드는 arylesterase로서 확인되었다(Table 3). 그러나 세 종류 타입의 저해제에 대하여 모두 반응을 하지 않는 acetylsterase는 확인이 되지 않았다.

Esterase의 활성과 염색체의 전이와의 관련성에 관한 보고도 많이 있는데, 영국과 일본지역에서 채집된 복숭아혹진딧물에서 상염색체의 전이는 esterase의 활성을 증가시킨 진딧물들의 유기인계 살충제에 대한 저항성 증가를 가져오며(Blackman과 Takada, 1975; Blackman 등, 1978) 살충제에

대해 감수성인 복숭아혹진딧물에서는 염색체 전이가 일어나지 않았지만 저항성을 보인 진딧물에서는 모두 염색체 전이가 일어나 esterase의 활성 증가를 가져온다고 하였다(Devonshire와 Sawicki, 1979). 그리고 미국 North Carolina 주의 연초포장에서 담배진딧물인 *M. nicotianae*는 적색형과 녹색형 진딧물 모두에서 높은 carboxylesterase 활성을 보이고 염색체가 전이된 형이었으며, 염색체의 전이가 일어나지 않은 진딧물들은 낮은 활성을 보였다고 보고하였다(Harlow 등, 1991). 한편 살충제에 저항성을 보이는 복숭아혹진딧물에서 esterase의 합성은 esterase 관련 구조 유전자의 증폭에 의해 이루어지며 esterase 활성의 차이는 염색체의 전이의 유무에 따라 다르다고 제시하였고(Field 등,

Table 3. Inhibition of the esterases activity by specific inhibitors in *M. persicae*

Band Groups	No. of Bands	Rm <sup>1)</sup>	Inhibitors <sup>2)</sup>				Enzyme type
			Paraoxon	DFP	Eserine	p-HMB	
		(-)					
I	1	0.13	++ <sup>3)</sup>	++	++	-	cholinesterase I
	2	0.16	+++	++	++	-	cholinesterase I
II	3	0.33	+++	+++	-	-	carboxylesterase
	4	0.38	+++	+++	+++	-	cholinesterase I
	5	0.43	+++	+++	-	+	carboxylesterase
	6	0.47	+++	+++	+	++	carboxylesterase
III	7	0.65	+++	+++	++	+++	cholinesterase II
	8	0.67	+++	+++	++	+++	cholinesterase II
	9	0.69	+++	+++	++	+++	cholinesterase II
	10	0.72	+++	+++	++	+++	cholinesterase II
IV	11	0.84	+++	+	-	++	arylesterase
	12	0.86	+++	+	-	++	arylesterase
		(+)					

1) Rm : Relative mobility

2) Paraoxon : diethyl p-nitrophenyl phosphate ( $2.5 \times 10^{-3}M$ ), DFP : diisopropyl fluorophosphate ( $4 \times 10^{-3}M$ ), Eserine : eserine sulfate ( $2 \times 10^{-3}M$ ), p-HMB : p-hydroxy mercuribenzoate ( $2 \times 10^{-3}M$ )

3) +++ : complete inhibition, ++, + : partial inhibition, - : No inhibition

1988), 염색체의 타입이 정상형인 진딧물 클론은 FE4 esterase 밴드의 활성이 높았으며, 염색체 타입이 1, 3 상염색체 전이형 진딧물 클론들은 살충제에 대한 저항성을 유발하는 E4 esterase 밴드의 활성이 높게 나타났다고 보고하였다(Field 등, 1994).

따라서 본 실험에서는 전기영동을 이용하여 esterase 밴드의 패턴을 살펴본 결과 2번째 그룹을 제외한 esterase 밴드들의 활성이 적색형이나 녹색형에 상관없이 모든 지역의 복숭아혹진딧물에서 비슷하게 나타나고 있음을 볼 때 2번째 그룹의 밴드들 중에서 carboxylesterase로 확인된 3, 5, 6번째 밴드가 살충제 저항성과 관련이 있으리라 생각된다. 그러나 이러한 관계는 정상 염색체가 어떻게 전이되는지와 정상형의 감수성계통을 선발하여 저항성 유발시 나타나는 염색체에서의 변화와 esterase 활성 변화 등의 상관 관계를 조사해야만 입증될 수 있을 것으로 생각된다.

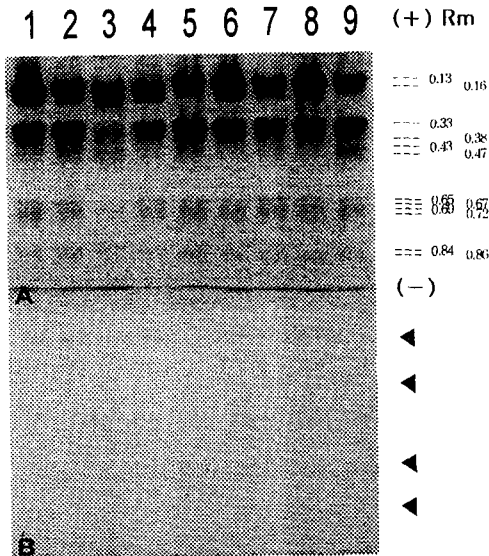


Fig. 1. Photographs showing the whole body esterase patterns reacted with specific inhibitors in the *M. persicae* clones. A:control, B:paraoxon ( $2.5 \times 10^{-3}M$ )-treated. Arrowheads are bands reacted with inhibitor. Lane 1: Chungpyong RED, 2: Muju BRN, 3: Chonju DBR, 4: SunchangRED, 5: Chungpyong RED, 6: SunchangGR, 7: Chungpyong PG, 8: MujuGR, 9: Chonju PG.

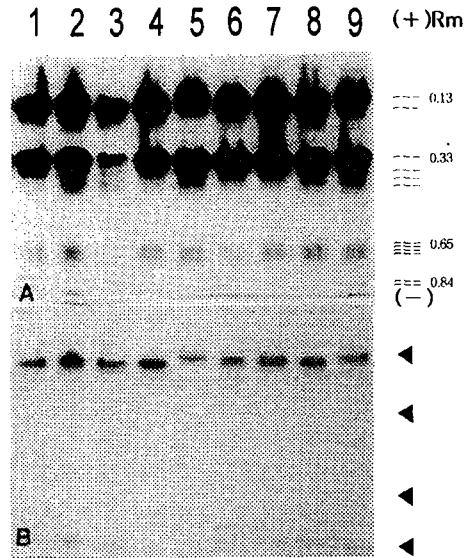


Fig. 2. Photographs showing the whole body esterase patterns reacted with specific inhibitors in the *M. persicae* clones. A:control, B:DFP( $4 \times 10^{-3}M$ )-treated. Arrowheads are bands reacted with inhibitor. Lane 1~9 same as Fig. 1.

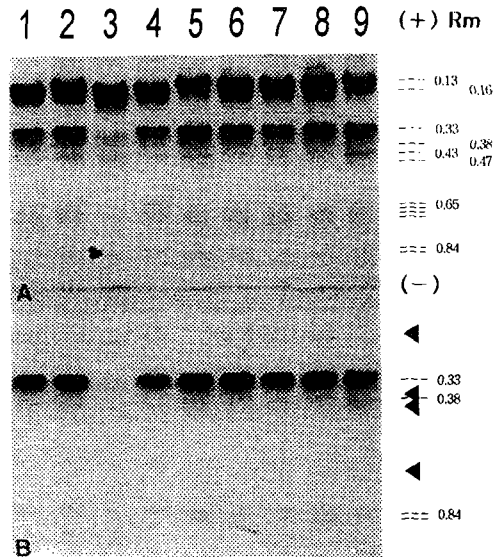


Fig. 3. Photographs showing the whole body esterase patterns reacted with specific inhibitors in the *M. persicae* clones. A: control, B: eserin( $2 \times 10^{-3}M$ )-treated. Arrowheads are bands reacted with inhibitor. Lane 1~9 same as Fig. 1.

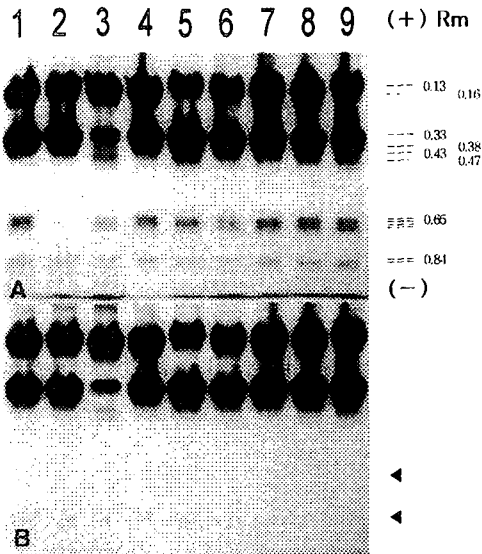


Fig. 4. Photographs showing the whole body esterase patterns reacted with specific inhibitors in the *M. persicae* clones. A: control, B: p-HMB ( $2 \times 10^{-3}M$ )-treated. Arrowheads are bands reacted with inhibitor. Lane 1~9 same as Fig. 1.

## 결 론

연초포장에서 채집한 복숭아혹진딧물 무시성충의 esterase를 분류 패턴을 native polyacrylamide slab gel로 전기영동을 실시하여 조사하였다. 무시성충 진딧물의 esterase의 밴드는 모두 12개의 밴드로 확인되었으며, 클론들 사이에서 1번째와 2번째 밴드들의 그룹에서 활성의 차이가 나타났다. Esterase의 기질 특이성을 조사해 본 결과, 일반적으로  $\alpha$ -naphthyl propionate 보다는  $\alpha$ -naphthyl acetate에 높은 작용력을 보이며,  $\beta$ -naphthyl acetate보다  $\alpha$ -naphthyl acetate를 기질로서 더 선호하는 것으로 나타났다. 12개의 esterase 밴드는 세가지 타입의 저해제들(organophosphates :  $2.5 \times 10^{-3}M$  paraoxon,  $4 \times 10^{-3}M$  DFP, eserine sulfate :  $2 \times 10^{-3}M$  eserine 그리고 sulfhydryl group blocker :  $2 \times 10^{-3}M$  p-HMB)에 대한 저해정도에 따라 cholinesterase(ChE) I 과 II, carboxylesterase(CE) 그리고 arylesterase(ArE) 등 4가지로 구분되었으

며, 이들은 ChE I 이 3개, ChE II 가 4개, CE가 3개 그리고 ArE가 2개로 나타났다.

## 참 고 문 헌

- Blackman, R. L. and A. L. Devonshire (1978) Further studies on the genetics of the carboxylesterase regulatory system involved in resistance to organophosphorus insecticides in *Myzus persicae* (Sulzer). *Pestic. Sci.* 9:517-521.
- Blackman, R. L. and H. Takada (1975) A naturally occurring chromosomal translocation in *Myzus persicae* (Sulzer). *J. Entomol.* 50:147-156.
- Blackman, R. L., H. Takada and K. Kawakami (1978) Chromosomal rearrangement involved in insecticide resistance of *Myzus persicae*. *Nature* 271:450-452
- Bush, F. M., J. P. Price and J. I. Townend (1970) Plasma esterases, their definitions and status as isozymes in the house sparrow. *Int. J. Biochem.* 1 85-107
- Devonshire, A. L. (1975) Studies of the carboxylesterases of *Myzus persicae* resistant and susceptible to organophosphorus insecticides. Proceedings of the 8th british insecticide fungicide conference, London. 1:67-73.
- Devonshire, A. L. and G. D. Moores (1982) A carboxylesterase with broad substrate specificity causes organophosphorus, carbamate and pyrethroid resistance in peach-potato aphid (*Myzus persicae*). *Pestic. Biochem. Physiol.* 18:235-246.
- Devonshire, A. L. and R. M. Sawicki (1979) Insecticide-resistant *Myzus persicae* as an example of evolution by gene duplication. *Nature* 280:140-141.
- Field, L. M., A. L. Devonshire and B. G. Forde (1988) Molecular evidence that insecticide resistance in peach-potato aphids (*Myzus*

- persicae* Sulz.) result from amplification on an esterase gene. *Biochem. J.* 251:309-312.
- Field, L. M., N. Javed, M. F. Stribley and A. L. Devonshire (1994) The peach-potato aphid *Myzus persicae* and the tobacco aphid *Myzus nicotianae* have the esterase-based mechanisms of insecticide resistance. *Insect Molecular Biology* 3:143-148.
- Field, L. M., M. S. Williamson, G. D. Moores and A. L. Devonshire (1993) Cloning and analysis of the esterase genes conferring insecticide resistance in the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Biochem. J.* 294: 569-574.
- Harlow, C. D., P. S. Southern and E. P. Lampert (1991) Geographic distribution of two color forms, carboxylesterase activity and chromosome configuration of the Tobacco aphid (Homoptera : Aphididae) in North Carolina. *J. Econ. Entomol.* 84:1175-1179.
- Healy M. J. , M. M. Dumancic, and J. G. Oakeshott (1991) Biochemical and physiological studies of soluble esterase from *Drosophila melanogaster*. *Biochemical Genetics* 29:365-388.
- Needham, P. H. and R. M. Sawicki (1971) Diagnosis of resistance to organophosphorous insecticides in *Myzus persicae* Sulz. *Nature* 230:126-127.
- Owusu, E. D., K. Komi, M. Horiike and C. Hirano (1994) Some properties of carboxyl esterase from *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). *Appl. Antomol. Zool.* 29:47-53.
- Sawicki, R. M., A. L. Devonshire, A. D. Rice, G. D. Moores, S. M. Petzing and A. Cameron (1978) The detection of distribution of organophosphorus and carbamate insecticide-resistant *Myzus persicae* (Sulz.) in Britain in 1976. *Pestic. Sci.* 9:189-201.
- Takada, H. (1979) Esterase variation in Japanese population of *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera : Aphididae), with special reference to resistance to organophosphorous insecticides. *Appl. Ento. Zool.* 14:245-255.
- Takada, H. (1986) Genotypic composition and insecticide resistance of Japanese populations of *Myzus persicae* (Sulzer) (Hom., Aphididae). *J. Appl. Entomol.* 102:19-38.