

张钰明, 向兴, 王学贵. 噻虫嗪对褐飞虱的毒力及解毒代谢酶活性的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2020, 41(3): 80-85.
ZHANG Yuming, XIANG Xing, WANG Xuegui. Effects of thiamethoxam on toxicity and detoxification metabolic enzyme activity of *Nilaparvata lugens*[J]. Journal of South China Agricultural University, 2020, 41(3): 80-85.

噻虫嗪对褐飞虱的毒力及解毒代谢酶活性的影响

张钰明, 向 兴, 王学贵

(四川农业大学 农学院/国家级作物学教学实验示范中心, 四川 成都 611130)

摘要:【目的】明确噻虫嗪对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的抗药性及解毒代谢酶活性的影响。【方法】采用稻苗浸渍法测定褐飞虱温室种群对吡虫啉、噻虫嗪、噻虫酮和毒死蜱的抗药性, 以及对新型防控药剂氟啶虫胺肟和三氯苯嘧啶的敏感性; 研究增效剂胡椒基丁醚 (PBO)、马来酸二乙酯 (DEM) 和磷酸三苯酯 (TPP) 对噻虫嗪的增效作用; 测定了羧酸酯酶、谷胱甘肽 *S*-转移酶和细胞色素 P450s 酶活性。【结果】褐飞虱种群对噻虫嗪表现出高水平抗性, 抗性倍数达到 277.92 倍, 对氟啶虫胺肟和三氯苯嘧啶仍处于敏感水平, 对三氯苯嘧啶无交互抗性。PBO 对噻虫嗪的增效作用最强, 增效倍数为 1.99 倍。温室抗性种群的细胞色素 P450s 活性达到 4.70×10^{-3} IU/mg, 为室内敏感品系的 2.13 倍。【结论】细胞色素 P450s 活性的增强可能是褐飞虱对噻虫嗪产生代谢抗性的主要原因。氟啶虫胺肟和三氯苯嘧啶轮换使用可有效防控褐飞虱。

关键词: 褐飞虱; 稻苗浸渍法; 噻虫嗪; 胡椒基丁醚; P450s
中图分类号: Q965.9 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2020)03-0080-06

Effects of thiamethoxam on toxicity and detoxification metabolic enzyme activity of *Nilaparvata lugens*

ZHANG Yuming, XIANG Xing, WANG Xuegui
(College of Agriculture, Sichuan Agricultural University/National Demonstration Center
for Experimental Grop Science Education, Chengdu 611130, China)

Abstract: 【Objective】To clarify the effects of thiamethoxam on resistance and detoxification metabolic enzyme activity of *Nilaparvata lugens*. 【Method】The resistance levels of *N. lugens* population in greenhouse against four insecticides (imidacloprid, thiamethoxam, buprofezin, chlorpyrifos) and the sensitivities to two new types of insecticides (sulfoxaflor, triflumezopyrim) were measured using rice seedling immersion method. The synergistic effect of three synergists [piperonyl butoxide (PBO), diethyl maleate (DEM), triphenyl phosphate (TPP)] on thiamethoxazine, and three detoxification enzymes (carboxylesterase, glutathione *S*-transferase, cytochrome P450s) activities were analyzed. 【Result】*N. lugens* population showed high resistance to thiamethoxam with the resistance ratio of 277.92 folds, sensitive to sulfoxaflor and triflumezopyrim, and no cross resistance to triflumezopyrim. PBO had the strongest synergistic effect on thiamethoxam with the synergistic ratio of 1.99. Cytochrome P450s activity of greenhouse population reached 4.70×10^{-3} IU/ mg, which was 2.13 folds to that of susceptible strain. 【Conclusion】The increased activity of cytochrome P450s could be the main factor resulting in the metabolic resistance of *N. lugens* to thiamethoxam. The alternate use of sulfoxaflor and triflumezopyrim can effectively control the occurrence of *N. lugens*.

Key words: *Nilaparvata lugens*; rice seedling immersion method; thiamethoxam; piperonyl butoxide; P450s

收稿日期:2019-08-19 网络首发时间:2020-04-22 11:01:00
网络首发地址:<http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.s.20200421.1055.030.html>
作者简介:张钰明(1997—), 女, 硕士研究生, E-mail: m18408215896@163.com; 通信作者: 王学贵(1976—), 男, 副教授, 博士, E-mail: wangxuegui@sicau.edu.cn
基金项目:国家重点研发计划 (2018YFD0200300)

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 属同翅目 Homoptera 飞虱科 Delphacidae, 食性专一, 只危害水稻、野生稻等稻类^[1], 具有迁飞性、发生量大、种群增长迅速、易暴发成灾、持续时间长、防治难度大等特点。常见的褐飞虱防治方法包括化学防治和生物防治, 其中高效广谱的化学防治占据主要地位, 但农药对害虫的天敌也同样存在致死作用。此外, 长期、大量、不合理的农药使用已使褐飞虱对化学杀虫剂产生了广谱抗性^[2]。根据近年来的抗性监测结果^[3], 褐飞虱已对有机磷、有机氯、氨基甲酸酯类、烟碱类、苯基吡唑类及新烟碱类等多种类型的杀虫剂产生了不同程度的抗性, 且抗性发展迅速。目前已知的稻飞虱对各类杀虫剂的抗性机制包括水解酶(酯酶)、谷胱甘肽、细胞色素 P450s 等解毒代谢酶活性提高, 乙酰胆碱酯酶等靶标部位敏感度降低等^[4-5]。因此, 为延缓褐飞虱抗药性的发展, 可选择无交互抗性的防控药剂和在杀虫剂中添加增效剂^[6]。

噻虫嗪是一种广谱的新烟碱类杀虫剂, 能有效防治同翅目、鳞翅目、鞘翅目和缨翅目害虫, 且对同翅目害虫有特效^[7]。从 1991 年起, 噻虫嗪被广泛运用于亚洲各稻区稻飞虱的防控。近年来, 稻飞虱对噻虫嗪的田间抗性在抗性强度和地理分布上呈现出极大的增强趋势, 肖汉祥等^[8]发现广东田间褐飞虱种群对噻虫嗪已达高水平抗药性(61.0~517.8 倍)。但因防治成本较低和对褐飞虱仍具有较好的防效, 且褐飞虱抗噻虫嗪种群尚未对其他杀虫剂表现出明显的交互抗性, 噻虫嗪仍为防控褐飞虱的重要药剂品种之一。为了解噻虫嗪对褐飞虱的解毒代谢酶活性的影响, 本研究采用稻苗浸渍法, 对四川农业大学水稻所温室褐飞虱种群和敏感种群进行增效剂试验及酶活性测定, 以期对褐飞虱的抗性治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

褐飞虱室内敏感品系由华中农业大学李建洪教授课题组于 2017 年提供, 褐飞虱田间种群 2017 年采集于四川农业大学水稻所温室。试验用水稻为感虫品种 TN1。

实验室饲养温度为 $(27\pm 1)^{\circ}\text{C}$, 相对湿度为 $70\%\pm 10\%$, 光周期为 14 h 光:10 h 暗。

1.2 试验药剂和试剂

φ 为 98% 吡虫啉原药(江苏威尔化工有限公司); φ 为 98% 噻虫嗪原药(河北德瑞化工有限公司); φ 为 98% 噻虫酮原药(山东华阳农药化工集团

有限公司); φ 为 98% 毒死蜱原药(湖北沙隆达股份有限公司); φ 为 10% 三氟苯嘧啶乳油(美国杜邦公司); φ 为 95.9% 氟啶虫胺胍原药(美国陶氏益农公司)。

胡椒基丁醚(PBO)、马来酸二乙酯(DEM)、磷酸三苯酯(TPP)、乙二胺四乙酸(EDTA)、二硫苏糖醇(DTT)、苯基硫脲(PTU)、 α -苯基磺酰氟(PMSF)、考马斯亮蓝 G250、牛血清蛋白、还原型辅酶 II 钠盐(NADPH)、2, 4-二硝基氯苯(CDNB)、还原型谷胱甘肽(GSH)、 α -乙酸萘酯(α -Na)、显色固蓝 BB 盐、对硝基苯酚、对硝基苯甲醚、磷酸二氢钠、磷酸氢二钠、毒扁豆碱、十二烷基硫酸钠(SDS)、 β -乙酸萘酯(β -NA), 均为分析纯。

1.3 方法

1.3.1 毒力测定 采用稻苗浸渍法进行毒力测定, 方法参照文献[9-10]。将杀虫剂原药用丙酮溶解作为母液, 然后用 0.1% (φ) Triton X-100 水溶液将母液稀释成 5 个浓度梯度的药液; 选取室内培养的 TN1 水稻幼苗, 每组 15 株, 在阴凉处干燥至表面无水痕, 将稻苗按药液质量浓度由低到高的顺序浸泡 30 s, 以 0.1% (φ) Triton X-100 水溶液为对照组; 取出后晾干 30 min 至稻茎上无明水, 以浸湿的脱脂棉包住稻株根部放入培养杯中; 挑取龄期一致的 3 龄若虫放入培养杯中, 每杯 15 头, 剔除机械死伤供试虫, 每处理重复 3 次, 处理 96 h 后检查死亡虫数。采用 SAS 软件计算褐飞虱抗性种群及敏感种群 3 龄若虫对 2 种新型杀虫剂的毒力。常规药剂抗性倍数参照文献[11]中所提出的褐飞虱敏感基线计算, 对 2 种新型杀虫剂的抗性倍数(Resistance ratio, RR)参照褐飞虱室内敏感品系毒力测定结果计算得出。

$RR = \text{田间种群 } LC_{50} / \text{敏感品系 } LC_{50}$ 。

抗性水平分级标准为: 敏感 ($RR \leq 5.0$); 低水平抗性 ($5.0 < RR \leq 10.0$); 中等水平抗性 ($10.0 < RR \leq 100.0$); 高水平抗性 ($RR > 100.0$)。

1.3.2 增效剂测定 参照文献[10]的方法, 采用稻苗浸渍法。首先用 DEM 200 $\mu\text{g/mL}$ 、PBO 20 $\mu\text{g/mL}$ 和 TPP 80 $\mu\text{g/mL}$ 与噻虫嗪复配后处理稻苗。取生长一致的褐飞虱 3 龄若虫置于处理后的稻苗上, 每杯 15 头试虫, 每个处理 3 次重复, 以单独使用杀虫剂处理为对照组。根据 1.3.1 确定的调查时间, 统计各处理的死亡虫数, 并按照公式计算增效倍数或增效系数(Synergism ratio, SR)。

$SR = \text{单剂对试虫的 } LC_{50} / \text{单剂+增效剂对试虫}$

的 LC_{50} 。

1.3.3 解毒代谢酶活性的测定 羧酸酯酶测定参照 Wang 等^[12] 的方法。取不同处理的褐飞虱成虫各 20 头, 加入 1 mL 预先冷却的 0.04 mol/L 磷酸盐缓冲液 (pH 7.0) 中, 将混合物在冰浴下充分匀浆, 10 400 r/min、4 ℃ 离心 15 min, 取上清液作为粗酶, 冰浴备用。在每个试管中依次加入 450 μL 磷酸缓冲液、1.8 mL 3×10^{-4} mol/L 的 α -NA 溶液 (含有 3×10^{-4} mol/L 毒扁豆碱) 和 50 μL 稀释后的酶液。混匀后于 30 ℃ 恒温水浴中反应 15 min, 然后立即加入 900 μL 显色液 (ρ 为 1% 的固蓝 BB 盐溶液和 ρ 为 5% SDS 溶液体积比为 2:5, 现配现用), 终止反应后再向对照组溶液中加入酶液 50 μL, 摇匀后静置 2 min, 于 600 nm(α -NA)/555 nm(β -NA) 下测吸光度。试验各处理设 3 次重复, 每次重复平行测定 3 次。按照公式计算羧酸酯酶的活性。

谷胱甘肽 S-转移酶活性测定参照 Wang 等^[12] 的方法。加入预冷的 0.1 mol/L、pH 6.5 的磷酸盐缓冲液 [含 1.0 mmol/L 乙二胺四乙酸 (EDTA)], 将混合物在冰浴下充分匀浆, 10 400 r/min、4 ℃ 离心 15 min, 取上清液作为粗酶, 冰浴备用。以 2, 4-二硝基氯苯 (CDNB) 为底物, 在酶催化下形成谷胱甘肽 S-芳基复合物, 在 340 nm 处出现最大吸收峰。比色皿中依次加入 790 μL 0.1 mol/L pH 6.5 磷酸缓冲液、30 μL 15 mmol/L CDBN、50 μL 粗酶液和 30 μL 30 mmol/L GSH(还原型谷胱甘肽), 反应总体积为

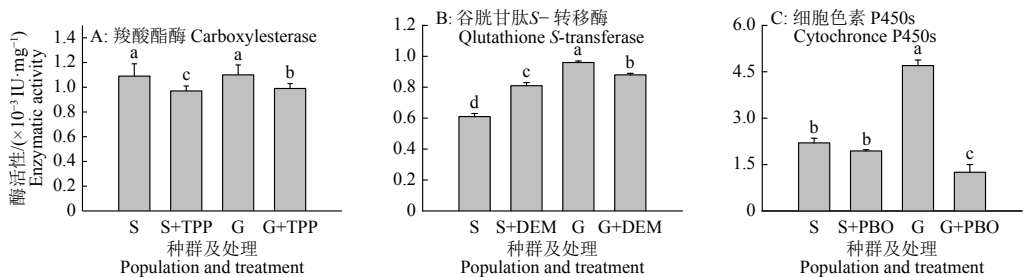
0.9 mL, 迅速混匀后, 在 340 nm 下用时间驱动程序监测其吸光度在 2 min 内的变化, 计算反应速度。每个处理设 3 次重复, 每重复平行测定 3 次。按照公式计算谷胱甘肽 S-转移酶的活性。

细胞色素 P450s 酶活性测定参照 Rose 等^[13] 的方法。取不同处理的褐飞虱成虫各 40 头, 加 2 mL 预冷的磷酸盐缓冲液 [0.11 mol/L, pH 7.6, 含 0.11 mmol/L DTT、0.11 mmol/L EDTA、0.11 mmol/L PMSF、0.11 mmol/L PTU 和 20% (ρ) 甘油] 冰上匀浆, 匀浆液于 4 ℃ 10 000 r/min 离心 10 min, 取上清液为酶液低温储存备用; 在酶标板中加入 100 μL 对硝基苯甲醚 (2×10^{-3} mol/L) 和 90 μL 酶液, 27 ℃ 条件下振荡温育 3 min, 再加入 10 μL NADPH(9.6×10^{-3} mol/L) 开始反应, 测定 $D_{405\text{ nm}}$, 每 20 s 读取数据 1 次, 持续 2 min, 根据公式计算细胞色素 P450s 酶活性。

2 结果与分析

2.1 褐飞虱的解毒酶对噻虫嗪抗性的影响

结果 (图 1) 表明, 温室种群的 P450s 酶比活力最高, 4.70×10^{-3} IU/mg, 是敏感种群的 2.13 倍, 而经 PBO 处理后 P450s 活性被明显显著抑制, 仅为 1.25×10^{-3} IU/mg (图 1C)。室内敏感品系和温室抗性种群经 TPP 和 DEM 处理后, 其羧酸酯酶 (图 1A) 和谷胱甘肽 S-转移酶 (图 1B) 活性变化不大。因此, P450s 活性增强对褐飞虱温室种群的抗药性形成起着较为重要的作用。



图中 S、G 分别为敏感和温室种群; TPP、DEM、PBO 分别为磷酸三苯酯、马来酸二乙酯和胡椒基丁醚
S: Sensitive population, G: Greenhouse population; TPP: Triphenyl phosphate; DEM: Diethyl malate; PBO: Piperonyl butoxide

图 1 不同增效剂处理下褐飞虱的解毒代谢酶活力

Fig. 1 Detoxification enzyme activities of *Nilaparvata lugens* under different synergists

2.2 褐飞虱种群的毒力测定

结果 (表 1) 表明, 温室种群对新烟碱类杀虫剂吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮均达到高抗水平, 分别为 1 902.55、277.92 和 856.06 倍; 对毒死蜱的抗性为低水平, 为 9.65 倍, 对三氟苯嘧啶及氟啉虫胶腈都表现为敏感。三氟苯嘧啶与吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮无交互抗性 (敏感品系和温室种群的毒力 LC_{50} 的 95% 置信区间有重叠, 差异不显著), 与氟啉虫胶腈

则表现出交互抗性 (敏感种群和温室种群的毒力 LC_{50} 的 95% 置信区间无重叠, 差异显著)。

2.3 增效剂作用测定

结果 (表 2) 表明, 增效剂 DEM、PBO 和 TPP 作用于敏感品系对噻虫嗪的增效倍数分别为 1.07、1.14 和 1.04 倍, 对温室种群的增效倍数分别为 1.40、1.99 和 1.28 倍, 因此 PBO 作用于温室种群对噻虫嗪的增效最明显。

表 1 6 种杀虫剂对褐飞虱的毒力

Table 1 The toxicities of six insecticides on *Nilaparvata lugens*

药剂名称 Insecticide	处理种群 Population	斜率±标准误 Slope±SE	LC ₅₀ / (μg·mL ⁻¹)	95%置信区间 ¹⁾ /(μg·mL ⁻¹) 95% confidence interval	χ ² (df)	抗性倍数 Resistance ratio
毒死蜱 Chlorpyrifos	敏感基线 ^[10] Sensitive baseline	4.259±3.144	1.721	1.400~12.810		1.00
	温室种群 Greenhouse population	3.148±0.614	16.613	11.841~20.580	13.74(16)	9.65
吡虫啉 Imidacloprid	敏感基线 ^[10] Sensitive baseline	6.677±1.512	0.078	0.050~0.100		1.00
	温室种群 Greenhouse population	2.666±0.332	148.399	118.147~180.048	11.35(13)	1 902.55
噻虫嗪 Thiamethoxam	敏感基线 ^[10] Sensitive baseline	7.134±2.184	0.105	0.090~0.120		1.00
	温室种群 Greenhouse population	2.895±0.353	29.182	23.613~35.186	10.30(13)	277.92
噻嗪酮 Buprofezin	敏感基线 ^[10] Sensitive baseline	10.019±4.248	0.066	0.060~0.070		1.00
	温室种群 Greenhouse population	2.006±0.291	56.500	43.570~73.084	10.50(13)	856.06
三氟苯嘧啶 Triflumezopyrim	敏感品系 Susceptible strain	1.668±0.308	0.111	0.060~0.155	7.23(13)	1.00
	温室种群 Greenhouse population	1.778±0.300	0.205	0.118~0.287	11.02(13)	1.85
氟啉虫胺腈 Sulfoxaflor	敏感品系 Susceptible strain	3.115±0.391	1.013	0.834~1.175	10.34(16)	1.00
	温室种群 Greenhouse population	4.154±0.741	3.293	2.564~3.844	10.28(13)	3.25

1)LC₅₀值95%置信区间不重叠视为差异显著

1) LC₅₀ values are considered significantly different when the 95% confidence intervals do not overlap

表 2 3 种增效剂对噻虫嗪的增效作用

Table 2 Synergistic effects of three synergists on thiamethoxam

处理种群 Population	处理 Treatment	斜率±标准误 Slope±SE	LC ₅₀ / (μg·mL ⁻¹)	95%置信区间 ¹⁾ /(μg·mL ⁻¹) 95% confidence interval	χ ² (df)	增效倍数 Synergism ratio
敏感品系 Susceptible strain	噻虫嗪 Thiamethoxam	2.930±0.280	2.589	2.201~3.030	6.36(16)	1.00
	噻虫嗪+TPP Thiamethoxam+TPP	2.269±0.228	2.410	1.994~2.898	14.39(16)	1.07
	噻虫嗪+PBO Thiamethoxam+PBO	2.900±0.277	2.262	1.921~2.653	8.71(16)	1.14
	噻虫嗪+DEM Thiamethoxam+DEM	2.871±0.275	2.489	2.114~2.920	7.34(16)	1.04
温室种群 Greenhouse population	噻虫嗪 Thiamethoxam	2.745±0.391	27.073	20.467~33.345	13.3(13)	1.00
	噻虫嗪+TPP Thiamethoxam+TPP	2.499±0.249	19.357	15.400~23.925	21.6(16)	1.40
	噻虫嗪+PBO Thiamethoxam+PBO	2.271±0.259	13.575	10.601~16.666	13.4(16)	1.99
	噻虫嗪+DEM Thiamethoxam+DEM	2.590±0.297	21.128	17.025~25.394	13.19(16)	1.28

1)LC₅₀值95%置信区间不重叠视为差异显著

1)LC₅₀ values are considered significantly different when the 95% confidence intervals do not overlap

3 结论与讨论

近年来已有大量关于褐飞虱对各类杀虫剂产生抗药性的报道,Zhang 等^[14]采用稻茎浸渍法测定了 8 个褐飞虱稻田种群的抗药性,结果表明种群对吡虫啉和噻虫酮均表现为高水平抗性,抗性倍数分别为 233.3~2 029.0 和 147.0~1 222.0 倍,对噻虫嗪为中、高水平抗性 (25.9~159.2 倍),对毒死蜱仍处于低、中等水平抗性 (7.4~30.7 倍)。本研究结果表明,吡虫啉、噻虫嗪、噻虫酮对温室褐飞虱种群均达到高抗水平,对毒死蜱仍处于低水平抗性,与肖汉祥等^[8]对田间褐飞虱种群的抗性监测结果较为接近,但新型防控药剂氟啶虫胺胍与三氟苯嘧啶均表现敏感。因此,新型防控药剂氟啶虫胺胍和三氟苯嘧啶轮换使用,可有效防控褐飞虱的发生。

昆虫对农药产生抗药性主要体现在杀虫剂作用靶标敏感性降低以及昆虫解毒酶代谢能力增强 2 个方面^[15]。范银君等^[16]研究发现细胞色素 P450s 在昆虫对新烟碱类杀虫剂的抗药性中起主要作用。庄安祥^[17]通过 qRT-PCR 测定了吡虫啉 LD₅₀ 剂量处理对褐飞虱 P450s 基因表达量的影响,认为褐飞虱抗新烟碱类杀虫剂主要与 P450s 活性增强有关,其次与乙酰胆碱酯酶的敏感度降低有关。张平艳等^[18]研究发现,室内选育建立的桃蚜 *Myzus persicae* 抗噻虫嗪种群的羧酸酯酶及多功能氧化酶 (MFO)O-脱甲基的比活力分别是敏感品系的 6.12 和 2.03 倍。Gao 等^[19]采用 PBO 和 TPP 处理抗噻虫嗪的西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 种群后,对噻虫嗪有很高的增效作用,DEM 对噻虫嗪没有协同作用,说明西花蓟马对噻虫嗪的抗药性主要与羧酸酯酶以及细胞色素 P450s 酶活性增强有关。本研究通过对褐飞虱增效剂及 3 种解毒代谢酶活力测定发现,PBO 表现出明显的增效作用和对细胞色素 P450s 活性显著的抑制作用,说明细胞色素 P450s 酶参与了褐飞虱对噻虫嗪的抗药性机理,该结果与毛旭连^[20]就灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 对噻虫嗪及噻虫酮抗药性机理作出的研究结果相近。Sun 等^[21]研究表明,P450s 基因 *CYP6ER1* 参与了褐飞虱对噻虫嗪的解毒代谢,但是也发现有另外 6 个未明确作用的调控 P450s 的基因 (*CYP408A1V2*、*CYP427A1*、*CYP6CS1*、*CYP4C76*、*CYP4DD1* 和 *CYP417A1V2*) 高度表达。Pang 等^[22]的研究表明 *CYP6ER1* 基因也涉及褐飞虱对吡虫啉的抗药性机理,此外 Zhang 等^[23]研究发现其他的 P450s 基因,如 *CYP6AY1*、*CYP4CE1*、*CYP6CW1* 等也参与褐

飞虱对吡虫啉的抗药性发展。以上研究说明细胞色素 P450s 在褐飞虱对新烟碱类杀虫剂抗药性机理中的作用值得进一步研究。

本试验采用稻苗浸渍法,通过对褐飞虱敏感品系和温室种群的毒力及酶活性测定,初步明确了褐飞虱对噻虫嗪的代谢抗药性主要受细胞色素 P450s 活性增强影响,使用该杀虫剂时可添加增效剂 PBO 从而抑制 P450s 酶活性。由于本研究仅在生物化学水平初步探究了噻虫嗪对褐飞虱的毒力及解毒代谢酶活性的影响,其抗药性是否与靶标突变及体壁穿透下降等有关还需进行深入研究。

参考文献:

[1] 洪晓月,丁锦华. 农业昆虫学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007: 87-93.

[2] 董必琴. 褐飞虱田间种群的抗药性逆转及其对水稻品种的适应性[D]. 金华: 浙江师范大学, 2013.

[3] 王鹏, 甯佐苹, 张帅, 等. 我国主要稻区褐飞虱对常用杀虫剂的抗性监测[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(2): 191-197.

[4] 王彦华, 王强, 沈晋良, 等. 褐飞虱抗药性研究现状[J]. 应用昆虫学报, 2009, 46(4): 518-524.

[5] 徐鹿, 赵均, 赵春青, 等. 灰飞虱对杀虫剂的抗性分子机制研究进展[J]. 农药学报, 2018, 20(2): 135-145.

[6] 邹啸文. 褐飞虱防治药剂增效技术及其机理研究[D]. 南宁: 广西大学, 2010.

[7] 王彦华, 王鸣华. 害虫对噻虫嗪抗药性及其治理[J]. 世界农药, 2008, 30(4): 42-45.

[8] 肖汉祥, 李燕芳, 凌善锋, 等. 广东褐飞虱种群对 4 种杀虫剂的抗药性[J]. 华南农业大学学报, 2018, 39(2): 70-74.

[9] 刘磊磊, 杨洪, 金道超. 白背飞虱对稻田常用杀虫剂的敏感性测定[J]. 农药, 2015, 54(3): 227-230.

[10] MU X C, ZHANG W, WANG L X, et al. Resistance monitoring and cross-resistance patterns of three rice planthoppers, *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus* to dinotefuran in China[J]. Pestic Biochem Physiol, 2016, 134: 8-13.

[11] 中华人民共和国农业部. 水稻褐飞虱抗药性监测技术规程: NY/T1708—2009[S]. 北京: 中国农业出版社, 2009.

[12] WANG X, XIANG X, YU H, et al. Monitoring and biochemical characterization of beta-cypermethrin resistance in *Spodoptera exigua*, (Lepidoptera: Noctuidae) in Sichuan Province, China[J]. Pestic Biochem Physiol, 2018, 146: 71-79.

[13] ROSE R L, BARBHAIYA L, ROE R M, et al. Cyto-

chrome P450-associated insecticide resistance and the development of biochemical diagnostic assays in *Heliothis virescens*[J]. [Pestic Biochem Physiol](#), 1995, 51(3): 178-191.

[14] ZHANG X, LIAO X, MAO K, et al. Insecticide resistance monitoring and correlation analysis of insecticides in field populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*(Stål) in China 2012-2014[J]. [Pestic Biochem Physiol](#), 2016, 132: 13-20.

[15] DAWKAR V V, CHIKATE Y R, LOMATE P R, et al. Molecular in-sights into resistance mechanisms of Lepidopteran insect pests against toxicants[J]. [J Proteome Res](#), 2013, 12(11): 4727-4737.

[16] 范银君, 史雪岩, 高希武. 新烟碱类杀虫剂吡虫啉和噻虫嗪的代谢研究进展[J]. [农药学学报](#), 2012, 14(6): 587-596.

[17] 庄安祥. 新烟碱类杀虫剂及其类似物的毒力分析与毒理特性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.

[18] 张平艳, 周小毛. 桃蚜对噻虫嗪代谢抗性机制研究[J]. [植物保护](#), 2015, 41(1): 39-44.

[19] GAO C F, MA S Z, SHAN C H, et al. Thiamethoxam resistance selected in the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*(Thysanoptera: Thripidae): Cross-resistance patterns, possible biochemical mechanisms and fitness costs analysis[J]. [Pestic Biochem Physiol](#), 2014, 114: 90-96.

[20] 毛旭连. 灰飞虱对噻嗪酮和噻虫嗪的抗性风险、交互抗性及其生化抗性机理[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.

[21] SUN X Q, GONG Y H, HOU M L, et al. Mechanisms of resistance to thiamethoxam and dinotefuran compared to imidacloprid in the brown planthopper: Roles of cytochrome P450 monooxygenase and a P450 gene *CYP6ER1*[J]. [Pestic Biochem Physiol](#), 2018, 150: 17-26.

[22] PANG R, CHEN M, LIANG Z K, et al. Functional analysis of *CYP6ER1*, a P450 gene associated with imidacloprid resistance in *Nilaparvata lugens*[J]. [Sci Rep](#), 2016, 6: 34992.

[23] ZHANG Y X, YANG Y X, SUN H H, et al. Metabolic imidacloprid resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, relies on multiple P450 enzymes[J]. [Insect Biochem Molec](#), 2016, 79: 50-56.

【责任编辑 霍 欢】