

褐飞虱对杀虫剂抗性研究进展

廖 逊^{1,2}, 万 虎¹, 李建洪^{*1}

(1. 华中农业大学 植物科学技术学院 昆虫资源利用与害虫可持续治理湖北省重点实验室, 武汉 430070;

2. 贵州大学 作物保护研究所, 贵阳 550025)

摘 要: 褐飞虱是中国和其他一些亚洲国家水稻上的一种重要害虫, 由于杀虫剂的大量、频繁使用, 褐飞虱已经对多种杀虫剂产生了不同程度的抗性。开展褐飞虱抗药性相关研究将为褐飞虱的抗药性快速检测、抗性治理及其综合防治等提供重要理论依据。本文综述了褐飞虱对杀虫剂的抗性水平动态、交互抗性、抗性适合度代价和抗性遗传方式等方面的研究进展, 并从代谢抗性和靶标抗性两个方面介绍了褐飞虱的主要抗性机制。最后探讨了该研究领域当前存在的主要问题并展望了其未来发展方向。

关键词: 褐飞虱; 抗药性; 交互抗性; 适合度代价; 遗传方式; 抗性机制; 研究进展

中图分类号: S435.112; S481.4 文献标志码: A 文章编号: 1008-7303(2019)5-6-0718-11

Research progress on insecticides resistance in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål)

LIAO Xun^{1,2}, WAN Hu¹, LI Jianhong^{*1}

(1. Hubei Insect Resources Utilization and Sustainable Pest Management Key Laboratory, College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. Institute of Crop Protection, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: The brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), is a major rice pest in China and some other Asian countries. Due to the heavy and frequent application of insecticides, *N. lugens* has evolved different levels of resistance to many insecticides. To carry out research on the insecticides resistance of *N. lugens* will provide important theoretical basis for the rapid detection, and management of resistance, and also integrated the control of *N. lugens*. This review summarized the resistance level dynamics, cross resistance, fitness costs and inheritance of insecticide resistance in *N. lugens*. The metabolic and target resistance mechanisms of *N. lugens* to insecticides have also been reviewed. Finally, the main problems in this research area are discussed and the future development directions are forecasted.

Keywords: *Nilaparvata lugens* (Stål); resistance; cross resistance; fitness costs; inheritance; resistance mechanism; research progress

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 属于半翅目飞虱科 (Hemiptera: Delphacidae), 是亚洲地区水稻上的一种重要害虫, 食性专一, 只有取食水稻和野

生稻才能正常生长发育和繁殖后代^[1-3]。由于褐飞虱自身繁殖和迁移能力强, 在一定迁入虫口基数的情况下, 水稻种植结构、合适的气候条件、化

收稿日期: 2019-07-20; 录用日期: 2019-08-15.

基金项目: 国家自然科学基金 (31871989).

作者简介: 廖逊, 男, 博士, 主要研究方向为昆虫毒理学与害虫抗药性, E-mail: liaoxun2012@163.com; *李建洪, 通信作者 (Author for correspondence), 男, 博士, 教授, 主要从事昆虫毒理学及有害生物抗药性研究, E-mail: jianhl@mail.hzau.edu.cn

学防治行动滞后或防治质量低下等均可为其提供有利条件, 极易造成褐飞虱暴发成灾^[4], 对水稻安全生产构成巨大威胁。

化学防治一直以来是防治褐飞虱最重要的手段, 但由于长期大量甚至不合理使用药剂导致褐飞虱对多种杀虫剂产生了不同程度的抗性^[5-11]。有关褐飞虱抗药性的相关问题已被大量学者所研究。笔者所在实验室自 2006 年开始, 对中国水稻主产区褐飞虱田间种群进行了系统的抗药性监测, 同时对褐飞虱的交互抗性、抗性适合度代价、抗性遗传方式及抗性机制等开展了相关研究。本文结合课题组近年来的研究工作和国内外相关研究结果, 全面综述了褐飞虱抗药性相关的

研究进展。

1 褐飞虱抗药性水平现状

根据节肢动物抗性数据库 (APRD) 最新数据, 目前褐飞虱已经对 31 种具有杀虫活性的有效成分产生了抗药性, 报道的抗药性事件达 410 次, 褐飞虱在节肢动物抗药性排名前 20 名单中排名第 10^[12]。有文献报道, 褐飞虱对有机氯类、有机磷类、氨基甲酸酯类、拟除虫菊酯类、苯基吡啶类、吡啶甲亚胺类、昆虫生长调节剂类和新烟碱类的多种杀虫剂均产生了不同程度的抗性 (表 1)^[3, 5-6, 8-11, 13-22]。

表 1 褐飞虱田间种群对常用杀虫剂的抗性水平

Table 1 Resistance levels of field populations of *N. lugens* to frequently used insecticides

杀虫剂类别 Insecticide classification	杀虫剂 Insecticide	抗性水平 ¹ Resistance level	参考文献 Reference
新烟碱类 Neonicotinoids	吡虫啉 imidacloprid	高水平 High level	[8, 11, 20-22]
	噻虫嗪 thiamethoxam	中等至高水平 Moderate to high level	[8, 11, 20-22]
	噻虫胺 clothianidin	低至高水平 Low to high level	[8, 20-21]
	呋虫胺 dinotefuran	低至高水平 Low to high level	[8, 18, 20-22]
	烯啶虫胺 nitenpyram	敏感至中等水平 Susceptible to moderate level	[10, 11, 20-22]
磺亚胺类 Sulfoximines	氟啶虫胺腈 sulfoxaflor	敏感至中等水平 Susceptible to moderate level	[11, 20-21]
有机磷类 Organophosphates	毒死蜱 chlorpyrifos	低至高水平 Low to high level	[8, 11, 20-22]
氨基甲酸酯类 Carbamates	异丙威 isoprocarb	中等至高水平 Moderate to high level	[6, 8, 20-21]
菊酯类 Pyrethroids	醚菊酯 etofenprox	敏感至中等水平 Susceptible to moderate level	[8, 20-21]
昆虫生长调节剂类 Insect growth regulator	噻嗪酮 buprofezin	高水平 High level	[8, 11, 20-22]
吡啶甲亚胺类 Pyridine azomethine	吡蚜酮 pymetrozine	高水平 High level	[11, 19, 22]

注: ¹ 抗性倍数 (Resistanceratio, RR) ≤ 5.0 为敏感; $5.0 < RR \leq 10.0$ 为低水平抗性; $10.0 < RR \leq 100.0$ 为中等水平抗性; $RR > 100.0$ 为高水平抗性^[23]。

Note: ¹ Resistance ratio (RR) ≤ 5.0 -fold is classified as susceptible, $5.0 < RR \leq 10.0$ -fold as low resistance, $10.0 < RR \leq 100.0$ -fold as medium resistance and $RR > 100.0$ -fold as high resistance^[23].

1.1 褐飞虱对有机氯类杀虫剂的抗性

有机氯类杀虫剂 (如六六六、DDT) 是最早用于褐飞虱田间防治的有机合成杀虫剂, 早期国内外学者监测到褐飞虱田间种群对其产生了一定程度的抗药性^[24-25]。但由于此类杀虫剂存在不易降解、对非靶标生物高毒以及生态环境污染严重等问题, 随后逐渐被有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂所取代, 褐飞虱对有机氯类杀虫剂的抗性也基本恢复到敏感水平^[26-27]。由于此类杀虫剂早已退出褐飞虱防治的历史舞台, 当前褐飞虱田间种群对其抗性水平未见报道。

1.2 褐飞虱对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂的抗性

20 世纪 70 年代, 有机磷和氨基甲酸酯类杀虫

剂成为防治褐飞虱的主要药剂。20 世纪 80 年代中后期, 噻嗪酮和吡虫啉开始大量使用, 且由于大多数有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂存在对非靶标生物毒性高、持效期短等问题, 这两类杀虫剂中的多个品种 (如马拉硫磷、杀螟松、甲胺磷、二嗪磷、甲萘威、叶蝉散、混灭威等) 先后被停止用于褐飞虱的防治, 这使得褐飞虱对这两类杀虫剂的抗性发展得到控制^[6, 14, 28]。

当前仍然在水稻上登记用于褐飞虱防治的有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂分别为毒死蜱和异丙威。华中农业大学 2011 至 2012 年监测数据表明, 湖北、江苏、广东、广西和浙江 5 省份 9 个地区的褐飞虱田间种群对异丙威表现为中等水平抗性 (21.7~38.1 倍)^[6]; 2012 至 2017 年中国 9 省份

褐飞虱田间种群对异丙威产生了中等至高水平抗性(17.1~113.9倍),抗性水平有一定程度上升;另外,2012至2017年上述种群对毒死蜱的抗性处于低至中等水平(7.4~57.4倍),且有一定程度的上升趋势^[8, 20-21]。Wu等监测结果表明,2012年在中国采集的褐飞虱田间种群对毒死蜱基本处于敏感水平,然而2015年所有监测种群对毒死蜱产生了中等水平抗性(13.5~64.3倍),个别种群甚至达到了高水平抗性,表明褐飞虱对毒死蜱的抗性水平上升迅速^[11]。导致中国褐飞虱田间种群对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂抗性水平上升的原因可能是近年来褐飞虱对吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮和吡蚜酮的抗性水平不断升高,农民采用这两类杀虫剂作为替代药剂使用频率增加。另外,解毒酶活性增强产生的交互抗性也可能是导致该抗性上升的原因之一^[8, 11, 18]。

1.3 褐飞虱对拟除虫菊酯类杀虫剂的抗性

由于拟除虫菊酯类杀虫剂对水生生物毒性高,同时易导致褐飞虱再猖獗,该类杀虫剂在稻飞虱的防治中受到限制,当前中国水稻上登记用于防治褐飞虱的拟除虫菊酯类杀虫剂只有醚菊酯。2012至2014年采自中国8省份的21个褐飞虱田间种群对醚菊酯均处于敏感水平(1.1~4.9倍)^[8];2013至2017年采自中国9省份的14个地区的褐飞虱田间种群,除2016年安徽合肥种群产生了11.2倍的中等水平抗性外,其他种群对醚菊酯均处于敏感至低水平抗性阶段(1.0~7.8倍)^[20-21]。由此可见,中国褐飞虱田间种群对醚菊酯的抗性水平基本维持在较低水平,这可能与实际生产中该药剂的使用频率较低有关。

1.4 褐飞虱对噻嗪酮的抗性

噻嗪酮为昆虫生长调节剂,主要通过抑制几丁质合成导致昆虫无法正常蜕皮而死亡,对人和环境安全^[29-30]。中国于1985年后开始引进噻嗪酮防治稻飞虱。2005年江苏、浙江、安徽和江西等地监测数据表明,褐飞虱田间种群对噻嗪酮产生了低至中等水平抗性^[14]。张小磊等2012至2014年监测发现,中国8省份21个地区的褐飞虱田间种群对噻嗪酮均产生了高水平抗性^[8]。笔者从2013至2017年连续5年监测了中国褐飞虱田间种群对噻嗪酮的抗性,抗性倍数在326.5~9 547.9倍之间,表明褐飞虱田间种群已对噻嗪酮产生了非常严重的抗性^[20-21]。2018年全国农业技术推广服

务中心对江西、福建、湖北、湖南、广东、广西和云南省多地区的褐飞虱田间种群开展了抗性监测,所有监测种群对噻嗪酮均表现为高水平抗性(>300.0倍),继续建议各稻区停止使用噻嗪酮防治褐飞虱^[22]。

1.5 褐飞虱对吡蚜酮的抗性

吡啶甲亚胺类杀虫剂吡蚜酮属于昆虫牵张感受器调节剂,可以使受药害虫立即产生口针阻塞效应,从而停止取食并最终饥饿致死^[17, 31]。在中国停止使用吡虫啉防治褐飞虱后,吡蚜酮逐渐成为主打药剂,虽然其作用机制新颖独特,多年使用后褐飞虱依然对其产生了严重抗性。Wu等于2012至2016年对中国褐飞虱田间种群进行了全面系统的监测。结果表明,2012年褐飞虱田间种群对吡蚜酮抗性水平差异较大(抗性倍数在4.0~1 168.0之间),2013年所有监测种群中68.8%的种群处于高水平抗性,其余种群均处于中等水平抗性,2016年几乎所有监测种群对吡蚜酮均产生了高水平抗性^[11]。全国农业技术推广服务中心监测数据表明,2017年绝大多数监测地区的褐飞虱田间种群对吡蚜酮表现出高水平抗性,与2016年相比抗性倍数有所增加;2018年监测结果与2017年相比抗性水平整体变化不大^[19, 22]。多地植保部门反映,吡蚜酮对褐飞虱防效虽有下降但仍可以有效控制褐飞虱为害,推测与吡蚜酮的作用机理以及近几年各地褐飞虱虫口密度相对较低有关^[19]。为了延缓该抗性的发展,建议严格控制吡蚜酮用于褐飞虱防治的使用次数,每季水稻最好使用1次^[19, 22]。

1.6 褐飞虱对新烟碱类杀虫剂的抗性

吡虫啉是用于防治褐飞虱的第1个商品化新烟碱类药剂,然而由于其连续、大量等不合理使用,褐飞虱很快对其产生了严重的抗性^[3, 5, 15]。尽管2005年后中国停止使用吡虫啉防治褐飞虱,但最新的监测数据表明,褐飞虱田间种群依然对吡虫啉处于高水平抗性且有进一步上升趋势^[8, 11, 19, 32]。其原因之一可能是吡虫啉仍然在中国用于白背飞虱的防治,这给褐飞虱提供了继续接触该药剂的机会^[11, 33-34]。另外,吡虫啉在东南亚的一些国家仍被大量使用,而这些地区的褐飞虱是迁入中国的褐飞虱的初始虫源^[35]。吡虫啉与其他新烟碱类杀虫剂之间的交互抗性也可能是导致这一现象的原因。

华中农业大学的监测结果表明,中国水稻主产区褐飞虱对吡虫啉产生了高水平抗性(481.4~

6 899.0 倍); 对噻虫嗪产生了中等至高水平抗性 (25.9~1 025.6 倍); 对噻虫胺 (6.1~138.8 倍) 和呋虫胺 (6.4~187.0 倍) 产生了低至高水平抗性; 对烯啶虫胺为敏感至中等水平抗性 (3.6~42.8 倍); 连续监测数据表明, 褐飞虱对烯啶虫胺、噻虫胺、呋虫胺、噻虫嗪和吡虫啉的抗性水平呈明显的逐年上升趋势, 且于 2017 年对噻虫胺、呋虫胺、噻虫嗪和吡虫啉的平均抗性倍数 (所有监测种群抗性倍数的平均值) 超过了 100 倍 (高水平抗性)^[20-21]。南京农业大学 2012 至 2016 年对中国褐飞虱田间种群抗药性监测结果同样表明, 褐飞虱对吡虫啉产生了极高水平抗药性 (132.0~8 478.0 倍), 对噻虫嗪产生了中等至高水平抗性 (10.0~774.0 倍)^[11]。Zhang 等研究表明, 2012 至 2014 年中国褐飞虱田间种群对噻虫啉处于敏感至低水平抗性 (2.9~8.2 倍), 对啶虫脒为敏感至中等水平抗性 (2.7~26.2 倍)^[8]。自从吡虫啉被禁止用于防治褐飞虱以后, 噻虫嗪、烯啶虫胺、噻虫胺和呋虫胺的使用量大大增加, 这可能是中国褐飞虱田间种群对上述药剂抗性水平快速上升的重要原因。因此, 迫切需要寻找无交互抗性的药剂品种与上述传统新烟碱类药剂之间轮换使用, 从而控制褐飞虱对该类药剂抗性的发展。

1.7 褐飞虱对其他烟碱型乙酰胆碱受体竞争性调节剂的抗性

氟啶虫胺胍是美国陶氏益农公司开发的首个商品化砒亚胺类杀虫剂, 对包括褐飞虱在内的多种刺吸式口器害虫表现出优异的防治效果^[36-37]。该药剂作用于昆虫烟碱型乙酰胆碱受体 (nAChRs) 内独特的结合位点, 被杀虫剂抗性行动委员会 (IRAC) 认定为惟一的 Group 4C 类全新有效成分^[37-39]。氟啶虫胺胍作为全新的杀虫剂于 2013 年在中国登记用于防治褐飞虱。Wu 等监测发现, 2015 至 2016 年中国褐飞虱田间种群对氟啶虫胺胍产生了低至中等水平抗性 (7.8~25.9 倍)^[11]。笔者从 2013 至 2017 年系统监测了中国 9 个省份的褐飞虱田间种群对氟啶虫胺胍的抗性水平动态, 发现基本为敏感或低水平抗性 (0.8~8.0 倍), 但抗性水平呈现明显的逐年递增趋势, 且于 2017 年所有监测种群的抗性倍数平均值达到 5 倍以上, 表明褐飞虱田间种群对氟啶虫胺胍存在较大的抗性风险^[20-21]。使用过程中应密切关注褐飞虱田间种群对氟啶虫胺胍抗性的发展, 科学合理使用从而延长该药剂的使

用寿命。

全新的介离子类杀虫剂三氟苯嘧啶由美国杜邦公司研发, 属于烟碱型乙酰胆碱受体拮抗剂, 对包括褐飞虱在内的多种害虫表现出极高的杀虫活性^[40-41]。田间试验表明, 10% 三氟苯嘧啶悬浮剂 75、150 和 225 mL/hm² 剂量处理, 药后 14 d 对褐飞虱的平均防治效果分别为 90.29%、96.07% 和 93.81%, 且对稻田主要天敌蜘蛛的安全性高于吡蚜酮和噻虫嗪^[42]。目前还没有褐飞虱田间种群对三氟苯嘧啶产生抗药性的报道, 该药剂或将成为当前及今后一定时期内防治褐飞虱或用于褐飞虱抗性治理的重要品种。

2 褐飞虱交互抗性研究

交互抗性是指昆虫对选择药剂以外的其他从未使用过的一种或一类药剂也产生抗药性的现象, 形成的原因可能是昆虫具有相同的抗性机制、药剂相似作用机理或类似化学结构等^[43]。昆虫体内药剂作用靶标敏感性降低以及解毒酶活性增强是造成杀虫剂之间交互抗性的主要机制, 明确杀虫剂之间交互抗性关系对于杀虫剂的合理使用、昆虫抗性治理方案制定以及抗性机理分析等具有重要意义^[15-16, 44-48]。

关于褐飞虱对杀虫剂交互抗性方面的研究已有大量报道, 例如抗甲胺磷的褐飞虱品系对马拉硫磷、二嗪磷、异丙威、仲丁威及醚菊酯产生了一定程度的交互抗性, 而对吡虫啉和氰戊菊酯无交互抗性^[44]。抗吡虫啉褐飞虱品系对氯噻啉、噻虫啉、啶虫脒、呋虫胺和噻虫嗪等新烟碱类杀虫剂产生了一定程度交互抗性, 而对烯啶虫胺、噻嗪酮、氟虫腈、乙酰甲胺磷和丁硫克百威等的交互抗性不明显^[15, 45]。Zhao 等使用氟虫腈对褐飞虱进行 10 代选育, 发现褐飞虱对丁烯氟虫腈和乙虫腈的抗性水平随着氟虫腈抗性水平上升而升高, 表明氟虫腈与丁烯氟虫腈和乙虫腈之间存在交互抗性^[49]。抗噻嗪酮的褐飞虱品系对乙虫腈、丁烯氟虫腈、毒死蜱和吡虫啉均无交互抗性, 对噻虫嗪可能存在一定程度的负交互抗性^[16]。Yang 等通过监测褐飞虱田间种群对吡虫啉和吡蚜酮的抗性变化动态, 以及增效剂、RNA 干扰、药剂体外代谢等试验证明了吡虫啉和吡蚜酮在褐飞虱中不存在交互抗性^[50]。Zhang 等连续多年监测了中国褐飞虱田间种群对多种杀虫剂的抗性水平, 通过相关

性分析发现, 褐飞虱对吡虫啉的抗性与噻虫嗪、呋虫胺、噻嗪酮和醚菊酯之间存在显著相关性, 对噻虫胺的抗性与乙虫腈、啶虫脒、噻虫嗪、呋虫胺和噻虫啉之间存在显著相关性, 表明上述药剂之间存在交互抗性风险^[8]。室内选育的抗烯啶虫胺褐飞虱品系对吡虫啉、噻虫嗪、噻虫胺、呋虫胺、氟啶虫胺腈、环氧虫啉、啶虫脒、醚菊酯和异丙威均表现出一定程度的交互抗性, 对毒死蜱、乙虫腈、噻嗪酮和三氟苯嘧啶未表现出交互抗性^[32, 51]。抗噻虫胺褐飞虱品系对多种新烟碱类杀虫剂(吡虫啉、噻虫嗪、烯啶虫胺和呋虫胺)表现出很强的交互抗性, 而对毒死蜱、噻嗪酮和三氟苯嘧啶无明显交互抗性^[52]。

笔者连续多年监测了中国褐飞虱田间种群对多种常用药剂的抗药性动态, 发现褐飞虱对氟啶虫胺腈的抗性与所监测的新烟碱类杀虫剂(吡虫啉、烯啶虫胺、呋虫胺、噻虫嗪和噻虫胺)之间均显著正相关, 表明氟啶虫胺腈与新烟碱类杀虫剂之间存在交互抗性风险^[20]。进一步通过室内抗性选育获得了对氟啶虫胺腈表现出 147.7 倍的抗性品系, 交互抗性测定结果表明, 该品系对呋虫胺(交互抗性 = 161.1 倍)、烯啶虫胺(交互抗性 = 150.1 倍)、噻虫嗪(交互抗性 = 110.6 倍)、噻虫胺(交互抗性 = 64.8 倍)、吡虫啉(交互抗性 = 23.2 倍)和环氧虫啉(交互抗性 = 10.9 倍)均存在较强的交互抗性, 这与田间监测结果较为一致; 而与异丙威、醚菊酯、毒死蜱、三氟苯嘧啶和噻嗪酮之间不存在或存在较低水平的交互抗性^[21]。

3 褐飞虱抗性遗传方式研究

当前有关褐飞虱对杀虫剂抗性遗传方式的报道并不多, Wang 等通过对褐飞虱田间种群连续多代室内选育, 获得了对吡虫啉具有高水平抗性(964.0 倍)的品系, 将抗性品系与室内敏感品系进行正交、反交、自交和回交试验, 表明褐飞虱对吡虫啉的抗性为常染色体控制的不完全显性遗传, 且该抗性由多基因控制^[53]; 张小磊研究发现, 褐飞虱对烯啶虫胺的抗性同样为多基因控制的常染色体不完全显性遗传^[32]; 笔者以室内选育的抗氟啶虫胺腈褐飞虱品系(123.6 倍)与抗性初筛品系为试验材料, 研究发现褐飞虱对氟啶虫胺腈的抗性为常染色体上多基因控制的不完全隐性遗传^[54]。

抗性遗传方式对抗性基因的表达分布、抗性

发展速率及化学防治效果等存在显著影响^[55-57]。杀虫剂种类、遗传背景、环境条件、选择压、筛选世代等因素的改变均可引起抗性遗传方式的差异^[58-60]。有研究表明, 抗性由隐性基因控制其抗性发展速度往往会更加缓慢, 同时更有利于化学防控^[55, 61]。抗性基因数量是影响抗性发展的另一重要因素, 多基因遗传抗性相比单基因遗传抗性的发展速度更慢, 但是抗性形成后治理难度往往更大^[57, 62-63]。

4 褐飞虱抗性适合度代价研究

昆虫产生抗药性后往往表现出自身能量消耗增加或者代谢平衡被干扰, 从而表现出一定的适合度劣势(即适合度代价), 抗性种群常表现出发育速率减慢、存活率和繁殖力降低等现象^[64-65]。大量研究表明, 抗性褐飞虱在没有药剂选择压的情况下表现出明显的抗性适合度代价, 例如: Liu 等通过室内 37 代抗性选育, 获得了对吡虫啉产生 250.0 倍高水平抗性的褐飞虱品系, 利用生命表研究发现, 抗性品系与敏感品系相比, 若虫存活率、羽化率、交配率、产卵量和卵孵化率均显著降低, 抗吡虫啉褐飞虱品系(T35)的相对适合度仅为 0.104^[66]。室内选育的抗氟虫腈褐飞虱品系(抗性倍数 = 30.0 倍)与敏感品系相比, 3 龄至 5 龄若虫的存活率、羽化率、交配率和产卵量等生命参数降低, 相对适合度为 0.577(G5)和 0.750(G8)^[67]。室内选育的抗烯啶虫胺褐飞虱品系(抗性倍数 = 144.7 倍)与敏感品系相比, 卵发育历期、成虫产卵前期、总产卵前期和平均世代周期显著延长, 卵的成活率、产卵量、内禀增长率(r)和净增值率(R_0)显著降低, 相对适合度为 0.55^[68]。与敏感品系相比, 抗毒死蜱褐飞虱品系(抗性倍数 = 253.1 倍)的若虫存活率、羽化率、交配率、单雌产卵量及卵孵化率均显著降低, 相对适合度为 0.21, 同时发现高温环境中该抗性适合度代价增加, 然而低温环境可以降低褐飞虱对毒死蜱的抗性适合度代价^[69]。笔者同样使用两性生命表研究了褐飞虱对氟啶虫胺腈的抗性适合度代价, 抗性品系(抗性倍数 = 123.6 倍)相对于敏感品系, 1 龄和 5 龄若虫发育历期、成虫前期及总产卵前期均显著延长, 雌成虫寿命和产卵期均显著缩短, 产卵量和卵孵化率显著降低, 抗性品系的相对适合度为 0.75^[54]。

抗性昆虫的适合度降低所表现出的生长发育及繁殖上的不利影响是限制抗性发展的一个重要因素, 因此, 研究抗性适合度代价将为抗性治理措施的制定提供一定的理论支撑^[59-60, 70]。上述研究表明, 褐飞虱对吡虫啉、氟虫腈、烯啶虫胺、毒死蜱和氟啶虫胺腈均有产生抗药性的风险, 但由于抗性种群存在明显的抗性适合度代价, 当失去药剂选择压力后褐飞虱对药剂的敏感性可以快速恢复^[54, 66-69]。因此, 田间防治褐飞虱时应严格控制上述药剂的使用次数, 避免长期单一使用, 并选择无交互抗性的其他类别杀虫剂轮换使用, 从而有效延缓褐飞虱对上述药剂抗性的发展。

5 褐飞虱抗性机制研究

害虫对杀虫剂产生抗药性的机制主要为体内大量合成可分解药剂分子的酶或者解毒酶活性增强; 药剂作用的靶标蛋白突变或缺失导致药剂与作用靶标的敏感性降低; 增加表皮厚度或改变表皮结构, 减少药剂进入虫体; 对杀虫药剂产生识别和逃避的能力, 减少与药剂的接触^[71]。由于褐飞虱对水稻危害严重且抗药性问题严峻, 褐飞虱对杀虫剂的抗性机理一直被广泛关注。根据现有报道, 褐飞虱对杀虫剂抗性机理主要为解毒酶(酯酶、谷胱甘肽 *S*-转移酶和细胞色素 P450 多功能氧化酶)活性增强(代谢抗性)和作用靶标对药剂敏感性降低(靶标抗性)。

5.1 代谢抗性

研究发现, 褐飞虱对有机磷类杀虫剂甲胺磷、马拉硫磷和杀螟硫磷的抗性与酯酶活性上升有关^[44, 72]。褐飞虱对马拉硫磷抗性发展早期主要是由于体内羧酸酯酶活性上升所导致, 而乙酰胆碱酯酶敏感性降低在抗性发展的后期起到更为重要的作用^[73]。Lu 等研究发现, 毒死蜱抗性褐飞虱品系的羧酸酯酶活性及羧酸酯酶基因 *NiCarE* 的表达量明显高于敏感品系, 且当 *NiCarE* 表达被干扰后抗性褐飞虱对毒死蜱的敏感性增强^[74]。褐飞虱对氨基甲酸酯类杀虫剂残杀威、克百威和仲丁威的抗性与褐飞虱体内乙酰胆碱酯酶敏感性降低有关^[72, 75]。甯佐苹研究发现, 抗噻嗪酮褐飞虱品系的羧酸酯酶活性是原始品系的 4.2 倍, 且酯酶抑制剂磷酸三苯酯 (TPP) 在抗性品系中增效作用明显, 表明褐飞虱对噻嗪酮的抗性可能与羧酸酯酶有关^[16]。另外, 褐飞虱对拟除虫菊酯类杀虫剂氯氰菊酯和高

效氯氟氰菊酯的主要抗性机制为谷胱甘肽 *S*-转移酶活性增强^[76]。

细胞色素 P450 多功能氧化酶是昆虫体内一种重要的初级代谢酶, 它不仅催化甾醇、脂肪酸和信息激素等内源性物质的合成与降解, 还可以催化杀虫剂、植物次生物等外源性物质的代谢^[71]。目前, 害虫对有机氯类、有机磷类、氨基甲酸酯类、苯基吡唑类、拟除虫菊酯类、新烟碱类及昆虫生长调节剂类的多种杀虫剂的抗性被证实是由细胞色素 P450 所介导^[77-83]。

大量研究表明, 无论是田间种群还是室内选育的抗吡虫啉褐飞虱种群, 细胞色素 P450 多功能氧化酶活性相对于敏感种群均显著上升, P450 基因 *CYP6AY1*、*CYP6ER1*、*CYP4CE1* 和 *CYP6CW1* 上调表达是褐飞虱对吡虫啉抗性的主要机制^[5, 84-88]。Bao 等通过大肠杆菌表达系统获得 P450 *CYP6AY1* 和 *CYP6ER1* 的重组蛋白, 发现二者对吡虫啉均表现出直接代谢活性^[87]。另外, Pang 等通过 RNAi 干扰 *CYP6ER1* 的表达后褐飞虱对吡虫啉的敏感性得到恢复, 同时成功构建了 *CYP6ER1* 转基因果蝇, 发现 *CYP6ER1* 转基因果蝇与对照品系相比对吡虫啉的敏感性显著降低^[89]。Sun 等通过室内连续 16 代抗性筛选获得抗醚菊酯褐飞虱品系, 与初筛品系相比共发现 11 条 P450 基因显著上调表达, 其中 4 条 (*CYP6AY1*、*CYP6FU1*、*CYP408A1* 和 *CYP425A1*) 上调达 4 倍以上; RNAi 研究表明, *CYP6FU1* 是褐飞虱对醚菊酯产生抗性的关键基因^[90]。Zhang 等研究发现, 中国褐飞虱田间种群对烯啶虫胺产生了中等水平抗性, 细胞色素 P450 多功能氧化酶抑制剂胡椒基丁醚 (PBO) 对烯啶虫胺表现出明显增效作用, 且田间种群对烯啶虫胺的抗性水平与 P450 活性之间存在显著正相关, 表明褐飞虱田间种群对烯啶虫胺抗性与细胞色素 P450 多功能氧化酶活性上升有关^[10]。Mao 等通过室内抗性选育获得了对烯啶虫胺高抗的褐飞虱品系, 增效剂及酶活测定同样发现 P450 活性升高是褐飞虱对烯啶虫胺产生高水平抗性的主要机制, 其中抗性品系中 *CYP6ER1* 表达水平是敏感品系的 203.2 倍^[51]。Jin 等通过室内筛选获得抗噻虫胺褐飞虱品系, 研究发现该品系对吡虫啉、噻虫啉及烯啶虫胺等新烟碱类杀虫剂表现出很强的交互抗性, P450 基因 *CYP6AY1* 和 *CYP6ER1* 上调表达导致 P450 活性升高是褐飞虱对噻虫胺产生抗性

以及对其他新烟碱类杀虫剂产生交互抗性的主要原因,其中 *CYP6ER1* 可能发挥着更重要的作用^[52]。笔者通过研究同样发现,褐飞虱对氟啶虫胺腈的抗性产生主要是由于部分 P450 基因 (*CYP15G1*、*CYP6CS1*、*CYP6CW1*、*CYP6ER1*、*CYP4C62*、*CYP4DE1*、*CYP417A1* 和 *CYP419A1*) 上调表达从而导致 P450 代谢活性增强所致,其中 *CYP6ER1* 为抗性关键基因^[91]。相似的研究发现,褐飞虱田间种群对吡虫啉、噻虫嗪和噻嗪酮的多抗性也与 *CYP6ER1* 上调表达密切相关^[11]。上述研究表明,P450 基因过表达介导了褐飞虱对多种杀虫剂的代谢抗性,且 *CYP6ER1* 可能在这种代谢抗性中扮演着重要角色。

细胞色素 P450 还原酶 (CPR) 在 P450 行使催化代谢功能中发挥着重要作用,这已在多种昆虫中被证实^[92-97],其中 Liu 等干扰褐飞虱 *NICPR* 基因的表达后发现,褐飞虱对高效氯氰菊酯和吡虫啉的敏感性显著上升^[97]。这些结果为 P450 酶系参与褐飞虱对杀虫剂的代谢抗性提供了重要佐证。

5.2 靶标抗性

褐飞虱靶标抗性的报道主要包括靶标基因突变导致受体敏感性降低以及靶标基因表达量下降导致受体蛋白合成减少两个方面。Liu 等通过室内抗性选育获得抗吡虫啉的褐飞虱品系,对抗性和敏感试虫烟碱型乙酰胆碱受体亚基基因克隆及序列比对发现 *Nla1* 和 *Nla3* 存在氨基酸突变 (Y151S),进一步研究发现 Y151S 突变频率与褐飞虱对吡虫啉的抗性水平显著正相关,且放射性配体结合试验发现 [³H] 吡虫啉与突变型受体的结合能力远远低于与野生型受体的结合能力,表明褐飞虱烟碱型乙酰胆碱受体上的 Y151S 突变是褐飞虱对吡虫啉产生高水平抗性的主要机制^[98]。需要指出的是,Y151S 突变仅在室内选育的抗吡虫啉褐飞虱品系中被发现,虽然当前褐飞虱田间种群依然对吡虫啉表现出高水平抗性,但截止目前并没有在田间种群中检测到该突变^[5, 86, 99-100]。Zhang 等研究发现,褐飞虱对毒死蜱的抗性与乙酰胆碱酯酶 (AChE) 基因 *MACHe1* 上 G119S、F331C 和 I332L 突变导致 AChE 对药剂敏感性降低有关^[101]。另外,有研究发现,在使用吡虫啉对褐飞虱田间种群进行室内筛选的过程中,随着褐飞虱对吡虫啉抗性水平升高,烟碱型乙酰胆碱受体 (nAChR) *Nla8* 亚基的 mRNA 和蛋白表达水平均显著降低,

进一步通过 RNAi、放射性配体结合等试验证明了 *Nla8* 表达水平下降也是褐飞虱对吡虫啉产生抗性的重要机制^[102]。

6 问题与展望

2005 年由于褐飞虱对吡虫啉的抗性,全国褐飞虱特大发生,给水稻生产带来了巨大的经济损失,褐飞虱的抗药性研究从此受到更多的关注^[4-5]。根据抗药性监测的结果,褐飞虱田间种群对多种常用杀虫剂均产生了严重的抗性,且近年来对新烟碱类的烯啶虫胺、噻虫胺、呋虫胺、噻虫嗪等主要防治药剂的抗性水平上升迅猛^[8, 10-11, 20]。因此,必须尽快制定针对当前抗性现状的褐飞虱抗性治理策略,例如,严格限制抗性水平快速上升药剂的使用次数,选择无交互抗性的杀虫剂轮换使用,筛选与不同作用机制杀虫剂混配的增效组合等,从而延缓褐飞虱抗药性发展,延长药剂使用寿命。

当前研究表明,解毒酶活性上升引起的代谢抗性是褐飞虱抗药性产生的主要机制。昆虫体内解毒酶活性的上升主要为单个或多个代谢酶基因的上调表达所引起^[79, 87, 103-105]。目前,褐飞虱对吡虫啉、烯啶虫胺、呋虫胺、噻虫胺、噻虫嗪、氟啶虫胺腈、醚菊酯和噻嗪酮的抗性均被证实与 P450 活性增强有关,且抗性品系中 P450 基因显著上调表达^[5, 11, 51-52, 85-87, 90]。然而,目前关于褐飞虱 P450 基因上调表达的转录调控机制尚未见报道。启动子区域是影响基因表达的重要部分,顺式作用元件和反式作用因子 (如转录因子) 均可以通过与启动子区域结合从而调控基因的表达^[106-108]。已有大量研究表明,转录因子通过与基因 5'端非编码区结合调控细胞色素 P450 基因的上调表达从而介导昆虫的抗药性^[109-112]。因此,可通过转录组测序等方法筛选出响应杀虫剂的转录调控因子,进一步深入探究褐飞虱抗性基因的转录调控机制。转录因子参与基因的转录前调控,而 Micro RNA (miRNA) 和长链非编码 RNA (lncRNA) 等参与的转录后调控同样是褐飞虱抗性基因转录调控机制的重要研究方向。另外,褐飞虱交互抗性和多抗性的分子机制及新抗性基因的鉴定仍有待进一步加强。

在当前及今后很长一段时期内,化学防治仍将是防控褐飞虱的最重要手段,褐飞虱抗药性问

题无法回避。因此, 我们需要继续开展系统、科学的褐飞虱抗药性监测, 并结合物种进化、生态学和生物信息学等多学科理论和研究手段, 探明褐飞虱抗药性的形成规律和形成机制等, 制定科学合理的田间高效防控及抗性治理配套措施, 最终实现水稻生产的可持续、健康发展。

作者简介:



廖逊, 男, 2019年6月获华中农业大学农学专业农学博士学位。现任贵州大学农学院讲师, 主要研究方向为昆虫毒理学与害虫抗药性。攻读博士期间获得研究生国家奖学金和优秀博士生资助计划(2018)。



李建洪, 男, 2000年获华中农业大学微生物专业博士学位。现任华中农业大学植物科学技术学院教授, 主要从事昆虫毒理学与害虫抗药性研究。任湖北省植物保护学会理事长, 昆虫资源利用与害虫可持续治理湖北省重点实验室副主任, 中国

昆虫学会药剂毒理专业委员会委员, 第五届全国农业有害生物抗药性风险评估与对策专家组成员, 湖北省环境保护厅应急专家, 湖北省科协第九届委员会委员。为 *Journal of Asia-Pacific Entomology*、*International Journal of Industrial Entomology* 及《农药学报》等期刊编委。

参考文献 (References):

- [1] DYCK V A, THOMAS B. The brown planthopper problem[M]//International Rice Research Institute eds., Brown Planthopper: Threat to Rice Production in Asia. Philippines: International Rice Research Institute, 1979, 3-17.
- [2] 洪晓月, 丁锦华. 农业昆虫学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007, 87-93.
HONG X Y, DING J H. Agricultural entomology[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2007, 87-93.
- [3] WANG Y H, CHEN J, ZHU Y C, et al. Susceptibility to neonicotinoids and risk of resistance development in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2008, 64: 1278-1284.
- [4] 程家安, 祝增荣. 2005年长江流域稻区褐飞虱暴发成灾原因分析[J]. *植物保护*, 2006, 32: 1-4.
CHENG J A, ZHU Z R. Analysis on the key factors causing the outbreak of brown planthopper in Yangtze Area, China in 2005[J]. *Plant Prot*, 2006, 32: 1-4.
- [5] WEN Y C, LIU Z W, BAO H B, et al. Imidacloprid resistance and its mechanisms in field populations of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål in China[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2009, 94: 36-42.
- [6] ZHANG X L, LIU X Y, ZHU F X, et al. Field evolution of insecticide resistance in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) in China[J]. *Crop Prot*, 2014, 58: 61-66.
- [7] BASS C, DENHOLM I, WILLIAMSON M S, et al. The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2015, 121: 78-87.
- [8] ZHANG X L, LIAO X, ZHANG K X, 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*, 2016a, 132: 13-20.
- [9] GARROOD W T, ZIMMER C T, GORMAN K J, et al. Field-evolved resistance to imidacloprid and ethiprole in populations of brown planthopper *Nilaparvata lugens* collected from across South and East Asia[J]. *Pest Manag Sci*, 2016, 72: 140-149.
- [10] ZHANG X L, LIAO X, MAO K K, et al. The role of detoxifying enzymes in field-evolved resistance to nitenpyram in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in China[J]. *Crop Prot*, 2017a, 94: 106-114.
- [11] WU S F, ZENG B, ZHENG C, et al. The evolution of insecticide resistance in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) of China in the period 2012-2016[J]. *Sci Rep*, 2018, 8: 4586.
- [12] APRD, 2019. Arthropod Pesticide Resistance Database(DB/OL). <https://www.pesticideresistance.org/search.php> (Accessed 5 March 2019).
- [13] HIRAI K. Recent trends of insecticide susceptibility in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* stål (Hemiptera: Delphacidae) in Japan[J]. *Appl Entomol Zool*, 1993, 28: 339-346.
- [14] WANG Y H, GAO C F, XU Z P, et al. Buprofezin susceptibility survey, resistance selection and preliminary determination of the resistance mechanism in *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2008, 64: 1050-1056.
- [15] WANG Y H, WU S G, ZHU Y C, et al. Dynamics of imidacloprid resistance and cross-resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*[J]. *Entomol Exp Appl*, 2009, 131: 20-29.
- [16] 甯佐莘. 褐飞虱抗药性监测、对噻嗪酮的抗性风险评估及生化机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
NING Z P. Monitoring of insecticide resistance, resistance risk assessment and biochemical mechanism for buprofezin in *Nilaparvata lugens* (Stål)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.
- [17] 胡君. 褐飞虱抗药性监测及对吡蚜酮生测方法的探讨[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
HU J. Resistance monitoring to insecticides and exploration about bioassay method to pymetrezine in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014.
- [18] 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.
- [19] 张帅. 2017年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. *中国植保导刊*, 2018, 38: 52-56.
ZHANG S. National monitoring results of resistance to agricultural pests and suggestions for scientific pesticide use in 2017[J]. *China Plant Prot*, 2018, 38: 52-56.
- [20] LIAO X, MAO K K, ALI E, et al. Temporal variability and resistance correlation of sulfoxaflor susceptibility among Chinese

- populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Crop Prot*, 2017, 102: 141-146.
- [21] 廖逊. 褐飞虱对氟啶虫胺腈的抗性及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- LIAO X. Study on sulfoxaflor resistance and its mechanism in *Nilaparvata lugens* (Stål)[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019.
- [22] 张帅. 2018年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. *中国植保导刊*, 2019, 39: 63-67.
- Zhang S. National monitoring results of resistance to agricultural pests and suggestions for scientific pesticide use in 2018[J]. *China Plant Protection*, 2019, 39: 63-67.
- [23] 十字花科小菜蛾抗药性监测技术规程: NY/T 2360—2013 [S]. 北京: 中国农业出版社, 2013.
- Guideline for insecticide resistance monitoring of *Plutella xylostella* (L.) on cruciferous vegetables: NY/T 2360—2013 [S]. China Agriculture Press, 2013.
- [24] 姚洪渭, 叶恭银, 程家安. 亚洲地区稻飞虱抗药性研究进展[J]. *农药*, 1998, 37(9): 6-11.
- YAO H W, YE G Y, CHENG J A. Research progress on rice planthopper resistance in Asia[J]. *Pesticides*, 1998, 37(9): 6-11.
- [25] NAGATA T, MORIYA S. Resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* to lindane[J]. *Appl Entomol Zool*, 1974, 18(2): 73-80.
- [26] NAGATA T. Chemical control of the rice planthopper in Japan[J]. *Jpn Agr Res Q*, 1985, 18: 176-181.
- [27] 王荫长, 李国清, 田学志, 等. 褐飞虱抗药性的地区性差异[J]. *南京农业大学学报*, 1996, 19: 9-15.
- WANG Y C, LI G Q, TIAN X Z, et al. Regional differences of resistance in brown planthopper[J]. *J Nanjing Agric Univ*, 1996, 19: 9-15.
- [28] 林友伟. 两种水稻飞虱对吡虫啉和噻嗪酮的抗性及其治理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2004.
- LIN Y W. Study on the resistance of imidacloprid and buprofezin in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), and the management of small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallen)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2004.
- [29] ASIA T, KAJIHARA O, FUKADA M, et al. Studies on mode of action of buprofezin. II. Effects reproduction of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Appl Entomol Zool*, 1985, 20: 111-117.
- [30] IZAWA Y, UCHIDA M, SUGIMOTO T, et al. Inhibition of chitin synthesis by buprofezin analogs in relation to their activity controlling *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 1985, 24: 343-347.
- [31] NESTEROV A, SPALTHOFF C, KANDASAMY R, et al. TRP channels in insect stretch receptors as insecticide targets[J]. *Neuron*, 2015, 86: 665-671.
- [32] 张小磊. 褐飞虱对烯啶虫胺抗性及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- ZHANG X L. Resistance and mechanism of nitenpyram in *Nilaparvata lugens* (Stål)[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016.
- [33] ZHANG K, ZHANG W, ZHANG S, et al. Susceptibility of *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) to six insecticides in China[J]. *J Econ Entomol*, 2014, 107Z: 1916-1922.
- [34] ZHANG X L, LIAO X, MAO K K, et al. Neonicotinoid insecticide resistance in the field populations of *Sogatella furcifera* (Horváth) in Central China from 2011 to 2015[J]. *J Asia-Pac Entomol*, 2017, 20(3): 955-958.
- [35] Matsumura M, SANADA-MORIMURA S, OTUKA A, et al. Insecticide susceptibilities in populations of two rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera*, immigrating into Japan in the period 2005-2012[J]. *Pest Manag Sci*, 2014, 70: 615-622.
- [36] ZHU Y M, LOSO M R, WATSON G B, et al. Discovery and characterization of sulfoxaflor, a novel insecticide targeting sap-feeding pests[J]. *J Ag Food Chem*, 2011, 59(7): 2950-2957.
- [37] SPARKS T C, WATSON G B, LOSO M R, et al. Sulfoxaflor and the sulfoximine insecticides: chemistry, mode of action and basis for efficacy on resistant insects[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2013, 107: 1-7.
- [38] WATSON G B, LOSO M R, BABCOCK J M, et al. Novel nicotinic action of the sulfoximine insecticide sulfoxaflor[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2011, 41(7): 432-439.
- [39] IRAC, 2019. Insecticide Resistance Action Committee.[Online]. Available <https://www.irac-online.org/modes-of-action/> (Accessed 5 March 2019).
- [40] CORDOVA D, BENNER E A, SCHROEDER M E, et al. Mode of action of triflumezopyrim: a novel mesoionic insecticide which inhibits the nicotinic acetylcholine receptor[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2016, 74: 32-41.
- [41] HOLYOKE C W, CORDOVA D, ZHANG W, et al. Mesoionic insecticides: a novel class of insecticides that modulate nicotinic acetylcholine receptors[J]. *Pest Manag Sci*, 2017, 73: 796-806.
- [42] 张国, 于居龙, 庄义庆, 等. 三氟苯啉啉对稻飞虱的控制效果与应用技术研究[J]. *农药学报*, 2019, 9(4): 32-38.
- ZHANG G, YU J L, ZHUANG Y Q, et al. Control effect and application technology of triflumezopyrim SC on rice planthoppers[J]. *Journal of Agriculture*, 2019, 9(4): 32-38.
- [43] 徐汉虹. 植物化学保护学[M]. 五版. 北京: 中国农业出版社, 2018, 110-112.
- XU H H. Chemical protection of plants[M]. 5th Ed. Beijing: China Agriculture Press, 2018: 110-112.
- [44] 刘泽文, 韩召军, 张玲春. 褐飞虱抗甲胺磷品系的交互抗性和抗性生化机制[J]. *昆虫学报*, 2002, 45(4): 447-452.
- LIU Z W, HAN Z J, ZHANG L C, et al. Cross resistance of methamidophos resistant strain of brown planthopper and the biochemical mechanism responsible[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, 45(4): 447-452.
- [45] 温玉从. 田间褐飞虱对吡虫啉的抗性及其机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- WEN Y C. Imidacloprid resistance and its mechanism in field population of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2009.
- [46] WANG Z Y, YAO M D, WU Y D. Cross-resistance, inheritance and biochemical mechanisms of imidacloprid resistance in B-biotype *Bemisia tabaci*[J]. *Pest Manag Sci*, 2009, 65: 1189-1194.
- [47] WANG L H, ZHANG Y L, HAN Z J, et al. Cross-resistance and possible mechanisms of chlorpyrifos resistance in *Laodelphax striatellus* (Fallén)[J]. *Pest Manag Sci*, 2010, 66: 1096-1100.
- [48] GORMAN K, SLATER R, BLANDE J D, et al. Cross-resistance relationships between neonicotinoids and pymetrozine in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2010, 66: 1186-1190.
- [49] ZHAO X H, NING Z P, HE Y P, et al. Differential resistance and cross-resistance to three phenylpyrazole insecticides in the planthopper *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae)[J]. *J Econ Entomol*, 2011, 104: 1364-1368.
- [50] YANG Y X, HUANG L X, WANG Y C, et al. No cross-resistance between imidacloprid and pymetrozine in the brown planthopper: status and mechanisms[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2016, 130: 79-83.

- [51] MAO K K, ZHANG X L, ALI E, et al. Characterization of nitenpyram resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2019, 157: 26-32.
- [52] JIN R H, MAO K K, LIAO X, et al. Overexpression of *CYP6ER1* associated with clothianidin resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2019, 154: 39-45.
- [53] WANG Y H, LIU X G, ZHU Y C, et al. Inheritance mode and realized heritability of resistance to imidacloprid in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2009, 65: 629-634.
- [54] LIAO X, MAO K K, ALI E, et al. Inheritance and fitness costs of sulfoxaflor resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Pest Manag Sci*, 2019, 75: 2981-2988.
- [55] ROUSH R T, MCKENZIE J A. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance[J]. *Annu Rev Entomol*, 1987, 32: 361-380.
- [56] ZHANG L, SHI J, GAO X W. Inheritance of beta-cypermethrin resistance in the housefly *Musca domestica* (Diptera: Muscidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2008, 64: 185-190.
- [57] MA Z, LI J, ZHANG Y, et al. Inheritance mode and mechanisms of resistance to imidacloprid in the housefly *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) from China[J]. *PLoS One*, 2017, 12: e0189343.
- [58] BOURGUET D, GENISSEL A, RAYMOND M. Insecticide resistance and dominance levels[J]. *J Econ Entomol*, 2000, 93: 1588-1595.
- [59] SHONO T, SCOTT J G. Spinosad resistance in the housefly, *Musca domestica*, is due to a recessive factor on autosome 1[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2003, 75: 1-7.
- [60] SHI J, ZHANG L, GAO X W. Characterisation of spinosad resistance in the housefly *Musca domestica* (Diptera: Muscidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2011, 67: 335-340.
- [61] SHEN J, LI D Y, ZHANG S Z, et al. Fitness and inheritance of metaflumizone resistance in *Plutella xylostella*[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2017, 139: 53-59.
- [62] BARNES E H, DOBSON R J, BARGER I A. Worm control and anthelmintic resistance: adventures with a model[J]. *Parasitol Today*, 1995, 11: 56-63.
- [63] JIA B T, LIU Y J, ZHU Y C, et al. Inheritance, fitness cost and mechanism of resistance to tebufenozide in *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2009, 65: 996-1002.
- [64] 孟香清, 冯昌辉, 赵建周, 等. 抗三氟氯氰菊酯棉铃虫种群相对适合度研究[J]. *植物保护*, 1998, 24(6): 12-14.
MENG X Q, RUI C H, ZHAO J Z, et al. Relative fitness of resistance to cyhalothrin in *Helicoverpa armigera* Hübner[J]. *Plant Prot*, 1998, 24(6): 12-14.
- [65] KLIOT A, GHANIM M. Fitness costs associated with insecticide resistance[J]. *Pest Manag Sci*, 2012, 68: 1431-1437.
- [66] LIU Z W, HAN Z J. Fitness costs of laboratory-selected imidacloprid resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål[J]. *Pest Manag Sci*, 2006, 62: 279-282.
- [67] LING S F, ZHANG J, HU L X, ZHANG R J. Effect of fipronil on the reproduction, feeding, and relative fitness of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*[J]. *Appl Entomol Zool*, 2009, 44: 543-548.
- [68] ZHANG X L, MAO K K, LIAO X, et al. Fitness cost of nitenpyram resistance in the brown planthopper *Nilaparvata lugens*[J]. *J Pest Sci*, 2018, 91: 1145-1151.
- [69] YANG B J, LIU M L, ZHANG Y X, et al. Effects of temperature on fitness costs in chlorpyrifos-resistant brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae)[J]. *Insect Sci*, 2018, 25: 409-417.
- [70] TIEU S, CHEN Y Z, WOOLLEY L K, et al. A significant fitness cost associated with ACE1 target site pirimicarb resistance in a field isolate of *Aphis gossypii* Glover from Australian cotton[J]. *J Pest Sci*, 2017, 90: 773-779.
- [71] 高希武. 害虫抗药性分子机制与治理策略[M]. 北京: 科学出版社, 2012.
GAO X W. Molecular mechanism and governance strategy of pest resistance[M]. Beijing: Science Press, 2012.
- [72] HAMA H, HOSODA A. High aliesterase activity and low acetylcholinesterase sensitivity involved in organophosphorus and carbamate resistance of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae)[J]. *Appl Entomol Zool*, 1983, 18: 475-485.
- [73] 刘泽文, 韩召军. 羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶在褐飞虱对马拉硫磷抗性发展中的作用[J]. *昆虫学报*, 2003, 46(2): 250-253.
LIU Z W, HAN Z J. The roles of carboxylesterase and AChE insensitivity in malathion resistance development in brown planthopper[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, 46(2): 250-253.
- [74] LU K, WANG Y, CHEN X, et al. Characterization and functional analysis of a carboxylesterase gene associated with chlorpyrifos resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Comp Biochem Physiol C-Toxicol Pharmacol*, 2017, 203: 12-20.
- [75] YOO J K, LEE S W, AHN Y J, et al. Altered acetylcholinesterase as a resistance mechanism in the brown planthopper (Homoptera: Delphacidae), *Nilaparvata lugens* Stål[J]. *Appl Entomol Zool*, 2002, 37(1): 37-41.
- [76] VONTAS J G, SMALL G J, HEMINGWAY J. Glutathione S-transferases as antioxidant defence agents confer pyrethroid resistance in *Nilaparvata lugens*[J]. *Biochem J*, 2001, 357: 65-72.
- [77] ROSE R L, GOH D, THOMPSON D M, et al. Cytochrome P450(CYP) 9A1 in *Heliothis virescens*: the first member of a new CYP family[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 1997, 27: 605-615.
- [78] DABORN P, BOUNDY S, YEN J, et al. DDT resistance in *Drosophila* correlates with *cyp6g1* over-expression and confers cross-resistance to the neonicotinoid imidacloprid[J]. *Mol Genet Genomics*, 2001, 266: 556-563.
- [79] KARUNKER I, BENTING J, LUEKE B, et al. Over-expression of cytochrome P450 *CYP6CM1* is associated with high resistance to imidacloprid in the B and Q biotypes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae)[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2008, 38: 634-644.
- [80] FENG Y T, WU Q J, WANG S L, et al. Cross-resistance study and biochemical mechanisms of thiamethoxam resistance in B-biotype *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae)[J]. *Pest Manag Sci*, 2010, 66: 313-318.
- [81] ZHANG Y L, GUO H F, YANG Q, et al. Overexpression of a P450 gene (*CYP6CW1*) in buprofezin-resistant *Laodelphax striatellus* (Fallén)[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2012, 104: 277-282.
- [82] XU L, WU M, HAN Z J. Biochemical and molecular characterisation and cross-resistance in field and laboratory chlorpyrifos-resistant strains of *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) from eastern China[J]. *Pest Manag Sci*, 2014, 70: 1118-1129.
- [83] ELZAKI M E A, ZHANG W, HAN Z. Cytochrome P450 *CYP4DE1* and *CYP6CW3v2* contribute to ethiprole resistance in *Laodelphax striatellus* (Fallén)[J]. *Insect Mol Biol*, 2015, 24: 368-376.
- [84] LIU Z W, HAN Z J, WANG Y C, et al. Selection for imidacloprid resistance in *Nilaparvata lugens*: cross-resistance patterns and possible mechanisms[J]. *Pest Manag Sci*, 2003, 59: 1355-1359.
- [85] BASS C, CARVALHO R A, OLIPHANT L, et al. Overexpression of a cytochrome P450 monooxygenase, *CYP6ER1*, is associated with resistance to imidacloprid in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*[J]. *Insect Mol Biol*, 2011, 20: 763-773.

- [86] DING Z P, WEN Y C, YANG B J, et al. Biochemical mechanisms of imidacloprid resistance in *Nilaparvata lugens*: over-expression of cytochrome P450 *CYP6AY1*[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2013, 43: 1021-1027.
- [87] BAO H B, GAO H L, ZHANG Y X, et al. The roles of *CYP6AY1* and *CYP6ER1* in imidacloprid resistance in the brown planthopper: Expression levels and detoxification efficiency[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2016, 129: 70-74.
- [88] 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 Mol Biol*, 2016, 79: 50-56.
- [89] 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.
- [90] SUN H H, YANG B J, ZHANG Y X, et al. Metabolic resistance in *Nilaparvata lugens* to etofenprox, a non-ester pyrethroid insecticide[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2017, 136: 23-28.
- [91] LIAO X, JIN R H, ZHANG X L, et al. Characterization of sulfoxaflor resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål)[J]. *Pest Manag Sci*, 2019, 75: 1646-1654.
- [92] ANDERSEN J F, UTERMÖHLEN J G, FEYEREISEN R. Expression of housefly *CYP6A1* and NADPH-cytochrome P450 reductase in *Escherichia coli* and reconstitution of an insecticide-metabolizing P450 system[J]. *Biochemistry*, 1994, 33: 2171-2177.
- [93] WEN Z, PAN L, BERENBAUM M R, et al. Metabolism of linear and angular furanocoumarins by *Papilio polyxenes* *CYP6B1* co-expressed with NADPH cytochrome P450 reductase[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2003, 33: 937-947.
- [94] ZHU F, SAMS S, MOURAL T, et al. RNA interference of NADPH-cytochrome P450 reductase results in reduced insecticide resistance in the bedbug, *Cimex lectularius*[J]. *PLoS One*, 2012, 7: e31037.
- [95] TANG T, ZHAO C, FENG X, et al. Knockdown of several components of cytochrome P450 enzyme systems by RNA interference enhances the susceptibility of *Helicoverpa armigera* to fenvalerate[J]. *Pest Manag Sci*, 2012, 68: 1501-1511.
- [96] ZHAO C Q, TANG T, FENG X Y, et al. Cloning and characterisation of NADPH-dependent cytochrome P450 reductase gene in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*[J]. *Pest Manag Sci*, 2014, 70: 130-139.
- [97] LIU N N, LI M, GONG Y H, et al. Cytochrome P450s-their expression, regulation, and role in insecticide resistance[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2015, 120: 77-81.
- [98] LIU Z W, WILLIAMSON M S, LANSDELL S J, et al. A nicotinic acetylcholine receptor mutation conferring target-site resistance to imidacloprid in *Nilaparvata lugens* (brown planthopper)[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 8420-8425.
- [99] MILLAR N S, DENHOLM I. Nicotinic acetylcholine receptors: targets for commercially important insecticides[J]. *Invert Neurosci*, 2007, 7: 53-66.
- [100] LIU Z W, HAN Z J, ZHANG Y X, et al. Heteromeric co-assembly of two insect nicotinic acetylcholine receptor α subunits: influence on sensitivity to neonicotinoid insecticides[J]. *J Neurochem*, 2009, 108: 498-506.
- [101] ZHANG Y, YANG B, LI J, et al. Point mutations in acetylcholinesterase I associated with chlorpyrifos resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål[J]. *Insect Mol Biol*, 2017, 26: 453-460.
- [102] ZHANG Y X, WANG X, YANG B J, et al. Reduction in mRNA and protein expression of a nicotinic acetylcholine receptor $\alpha 8$ subunit is associated with resistance to imidacloprid in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*[J]. *J Neurochem*, 2015, 135: 686-694.
- [103] FEYEREISEN R. Insect P450 enzymes[J]. *Annu Rev Entomol*, 1999, 44: 507-533.
- [104] ELZAKI M E A, ZHANG W F, FENG A, et al. Constitutive overexpression of cytochrome P450 associated with imidacloprid resistance in *Laodelphax striatellus* (Fallén)[J]. *Pest Manag Sci*, 2016, 72: 1051-1058.
- [105] 徐鹿, 赵春青, 徐德进, 等. 亚致死剂量氟啶虫胺腈对灰飞虱细胞色素 P450 的影响[J]. *植物保护学报*, 2017, 44(4): 679-686.
- XU L, ZHAO C Q, XU D J, et al. Effects of sublethal sulfoxaflor on cytochrome P450 of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*[J]. *J Plant Prot*, 2017, 44(4): 679-686.
- [106] BROWN R P, MCDONNELL C M, BERENBAUM M R, et al. Regulation of an insect cytochrome P450 monooxygenase gene (*CYP6B1*) by aryl hydrocarbon and xanthotoxin response cascades[J]. *Gene*, 2005, 358: 39-52.
- [107] BHASKARA S, CHANDRASEKHARAN M B, GANGULY R. Caffeine induction of *Cyp6a2* and *Cyp6a8* genes of *Drosophila melanogaster* is modulated by cAMP and D-JUN protein levels[J]. *Gene*, 2008, 415: 49-59.
- [108] MISRA J R, LAM G, THUMMEL C S. Constitutive activation of the Nrf2/Keap1 pathway in insecticide-resistant strains of *Drosophila*[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2013, 43: 1116-1124.
- [109] WAN H, LIU Y, LI M, et al. Nrf2/Maf-binding-site-containing functional *Cyp6a2* allele is associated with DDT resistance in *Drosophila melanogaster*[J]. *Pest Manag Sci*, 2014, 70: 1048-1058.
- [110] MEGHA K, SUBBA R P. Transcription factors, CncC and Maf, regulate expression of *CYP6BQ* genes responsible for deltamethrin resistance in *Tribolium castaneum*[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2015, 65: 47-56.
- [111] MEGHA K, SUBBA R P. Transcription factor cap n collar C regulates multiple cytochrome P450 genes conferring adaptation to potato plant allelochemicals and resistance to imidacloprid in *Leptinotarsa decemlineata* (Say)[J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2017, 83: 1-12.
- [112] LI X X, SHAN C Y, LI F, et al. Transcription factor FTZ-F1 and cis-acting elements mediate expression of *CYP6BG1* conferring resistance to chlorantraniliprole in *Plutella xylostella*[J]. *Pest Manag Sci*, 2019, 75: 1172-1180.

(责任编辑: 金淑惠)