

西花蓟马对吡虫啉的抗性机制及交互抗性研究^{*}

王圣印^{1,2} 周仙红¹ 张安盛¹ 李丽莉¹ 门兴元¹ 刘永杰²
李许可² 于 毅^{1**}

(1. 山东省农业科学院植物保护研究所 山东省植物病毒学重点实验室 济南 250100;
2. 山东农业大学植物保护学院 泰安 271018)

摘 要 为了解西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 对吡虫啉的抗性风险, 本文就吡虫啉的交互抗性和抗性机制(增效剂和酶活性)进行了研究。结果表明, 经过 35 代筛选, 西花蓟马对吡虫啉的抗性上升到 21.26 倍。西花蓟马对吡虫啉与阿维菌素和甲维盐存在中等水平交互抗性, 与氯氟氰菊酯、灭多威和毒死蜱存在低水平交互抗性。增效剂试验表明, 三丁基三硫磷酸酯(DEF)、磷酸三苯酯(TPP)和马来酸二乙酯(DEM)具有显著增效($SR_{50, DEF} = 6.38, SR_{50, TPP} = 5.52, SR_{50, DEM} = 1.60, P < 0.05$)。生化测定表明: 抗吡虫啉品系西花蓟马的羧酸酯酶(5.06 倍)和谷胱甘肽 S-转移酶活性(1.63 倍)均显著($P < 0.05$)高于敏感品系, 表明羧酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性的提高是西花蓟马对吡虫啉产生抗药性的主要原因。

关键词 西花蓟马, 交互抗性, 羧酸酯酶, 谷胱甘肽 S-转移酶

Mechanisms and cross-resistance of imidacloprid resistance in *Frankliniella occidentalis*

WANG Sheng-Yin^{1,2} ZHOU Xian-Hong¹ ZHANG An-Sheng¹ LI Li-Li¹
MEN Xing-Yuan¹ LIU Yong-Jie² LI Xu-Ke² YU Yi^{1**}

(1. Shandong Academy of Agricultural Sciences, Plant Virology of Shandong, Jinan 250100, China;
2. Shandong Agricultural University, College of Plant Protection, Tai'an 271018, China)

Abstract In order to better understand the risk of imidacloprid resistance in *Frankliniella occidentalis* (Pergande), cross-resistance and resistance (synergists and enzyme activity) of this pesticide were investigated. After 35 generations' selections, the selection populations obtained 21.26-fold resistance to imidacloprid. Imidacloprid had medium levels of cross-resistance to abamectin and emamectin benzoate, and had low levels of cross-resistance to cyhalothrin, methomyl and chlorpyrifos. The synergists *s,s,s*-tributyl phosphorothioate (DEF), triphenyl phosphate (TPP) and diethyl maleate (DEM) showed significant synergism ($SR_{50, DEF} = 6.38, P < 0.005; SR_{50, TPP} = 5.52, P < 0.005; SR_{50, DEM} = 1.60, P < 0.005$) with regard to the toxicity of imidacloprid in the resistant population (BK). In vitro assays of enzyme activities showed significantly increased activity of carboxylesterase (5.06-fold) and glutathione S-transferases (1.63-fold) in the resistant population (BK), indicating that enhanced detoxification is responsible for imidacloprid resistance in *F. occidentalis*.

Key words *Frankliniella occidentalis*, cross-resistance, carboxylesterase, glutathione S-transferase

外来有害入侵生物西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 是一种世界性的园艺害虫, 其世代短、繁殖快且能够进行孤雌生殖, 田间种群增长迅速。生产中主要采用化学防治方法, 但杀虫剂的频繁使用导致西花蓟马极易产生抗药性。目前世界上已经有许多关于西花蓟马对有机磷、

^{*} 资助项目: 农业公益性行业科研专项(200803025)。

^{**} E-mail: wsy19840822@163.com

^{***} 通讯作者, E-mail: robertyuyi@163.com

氨基甲酸酯和拟除虫菊酯类杀虫剂产生抗性的报道 (Bielza, 2008)。吡虫啉等新烟碱类杀虫剂的作用机制主要是能够模拟乙酰胆碱 (ACh) 的作用方式, 选择性地竞争结合于昆虫神经系统后突触后膜上烟碱型乙酰胆碱受体上 ACh 的结合位点 (N 型, 运动型), 导致 ACh 结合能力下降而抑制其活性, 阻断昆虫中枢神经系统的正常传导, 害虫麻痹进而死亡 (Liu and Casida, 1993), 该类杀虫剂是目前防治西花蓟马效果较好的杀虫剂之一 (王泽华等, 2011)。但近年来已有研究发现西花蓟马对吡虫啉产生了抗性 (Zhao *et al.*, 1995; Grant and Tanya, 2005)。为延长吡虫啉的使用寿命和提供有效抗性治理策略, 本研究测定了吡虫啉与灭多威、毒死蜱、氯氟氰菊酯、甲氨基阿维菌素苯甲酸盐 (甲维盐) 和阿维菌素的交互抗性, 并在测定 3 种增效剂对吡虫啉增效作用的基础上, 测定比较了敏感和抗性西花蓟马羧酸酯酶 (carboxylesterase, CarE)、谷胱甘肽 *S*-转移酶 (glutathione-*S*-transferase, GST) 和乙酰胆碱酯酶 (acetylcholine esterase, AChE) 的活性。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

敏感种群 (S): 西花蓟马由中国农科院蔬菜花卉研究所于 2007 年 4 月提供。将从市场购置的芸豆在 1% NaOH 水溶液中浸泡 3 h 取出, 然后用蒸馏水清洗 3 遍, 最后用 75% 乙醇溶液浸泡 10 s 后取出晾干后方可作为西花蓟马饲养材料。养虫室内温度 (25 ± 1) °C, 相对湿度 70%, 光照 L: D = 16: 8, 室内条件下在圆形养虫瓶中用清洁后芸豆饲养, 取初羽化健康雌成虫进行试验。

抗性种群 (BK): 芸豆按敏感种群饲养方法清洁后晾干, 吡虫啉稀释至每次淘汰 30% 左右成虫的浓度, 将清洁后芸豆在药液中浸泡 10 s 后取出晾干备用。根据雌虫体型大于雄性的简易目判标准, 取雌雄比约为 1: 1 的健康成虫共 1 000 头左右混养于饲虫瓶内, 放入芸豆 8 h 后取出, 剩余存活成虫饲养条件与敏感种群相同。由敏感种群西花蓟马经过 37 代筛选得到抗性种群, 取初羽化健康雌成虫进行试验。

1.2 供试杀虫剂和试剂

供试的 6 种药剂分别为 48% 毒死蜱

(chlorpyrifos) 乳油 (江苏常熟市义农农化有限公司)、1.8% 阿维菌素 (abamectin) 乳油 (浙江海正化工股份有限公司)、2.5% 氯氟氰菊酯 (cyhalothrin) 乳油 (江苏扬农化工)、10% 吡虫啉 (imidacloprid) 可湿性粉剂 (浙江海正化工股份有限公司)、1% 甲维盐 (emamectin benzoate) 乳油 (河北威远生物化工股份有限公司)、24% 灭多威 (methomyl) 水剂 (江门市大光明农化有限公司)。

牛血清白蛋白 (BSA, 98%, Germany B. M.), 考马斯亮蓝 G250 (70%, Fluka), α -乙酸萘酯 (α -NA, 96%, Aladdin), α -萘酚 (1-Naphthol, >99%, Aladdin), 固蓝 RR 盐 (>99%, Sigma), 99% 1-氯-2, 4-二硝基苯 (CDNB, >99%, Sigma), 1, 2-二氯-4-硝基苯 (DTNB, >99%, Fluka), 还原型谷胱甘肽 (GSH, >99%, Fluka), 毒扁豆碱 ($\geq 98\%$, Sigma), 磷酸三苯酯 (TPP, 98%, Sigma), 三丁基三硫磷酸酯 (DEF, 96%, Fluka), 97% 顺丁烯二酸二乙酯 (DEM, 97%, 上海生化制剂厂), 其他试剂为国产分析纯或化学纯。

1.3 生物测定方法

参照玻璃残留处理法 (Brodsgaard, 1994) 并加以改进。用 3 层有机玻璃夹板组成养虫器, 中间玻璃板中心留有圆形空间, 侧面开孔直达圆形空间且在空间内壁用铜丝网封闭, 即可保持养虫器内外湿度一致并防止蓟马逃跑。将供试药剂用蒸馏水按以 0.5 为等比稀释成若干个浓度, 每个浓度设置 3 个重复, 以蒸馏水作为对照。选择新鲜平整大小一致的月季叶片清洁 (参照芸豆清洁方法) 并自然晾干, 由低浓度向高浓度处理, 将叶片在药液中浸泡 10 s, 取出后自然晾干, 叶片正面朝上夹于养虫器中。用吸虫器取 23 头左右的西花蓟马雌成虫经 CO₂ 气体麻醉 5 s 后移入养虫器中, 封口后立刻观察各处理中死亡虫数, 排除操作导致试虫对试验结果的影响。检查操作致死虫数后养虫器正面向上置于温度为 (25 ± 1) °C, 相对湿度 70%, 光照 L: D = 16: 8 的培养箱中, 于 48 h 后观察记录死亡率 (以西花蓟马不能正常爬行身体等长的距离为标准判定为死亡)。

增效剂试验时, 将待测杀虫剂按照以上方法稀释, 得到系列浓度药液后, 将增效剂先用有机溶剂丙酮配成 10 mg/mL, 现配现用防止水解, 然后将每个浓度药液体积毫升数除以 100 得到的数字

即为需要在每个浓度药液中所加增效剂与丙酮复配溶液的毫升数,稀释后即可保证每个浓度的药液中增效剂的浓度均为 100 mg/L (Zhang *et al.*, 2008),使增效剂在对各个浓度的杀虫剂增效作用一致。

1.4 酶活性测定

1.4.1 羧酸酯酶活力的测定 参照 Van Asperen (1962) 方法,取西花蓟马成虫 40 头,在液氮中冷冻后立刻加入 0.04 mol/L 磷酸缓冲液 (pH7.0) 2 mL 在冰浴条件下迅速充分匀浆,匀浆液于 4℃、10 000 r/min 离心 10 min,分离上清液即为酶液,冰浴待用。以 5 mL 3×10^{-4} mol/L α -乙酸萘酯为底物,加入 0.2 mL 酶液,在 37℃ 条件下恒温水浴振荡 30 min,加入 1 mL DBLS (1% 坚固蓝 B 盐水溶液:5% 十二烷基硫酸钠水溶液 = 2:5) 终止反应,将混合液置于室温显色 30 min,在酶标仪中测定 600 nm 处 OD 值,对照处理以 0.2 mL 磷酸缓冲液代替酶液。根据 α -萘酚标准曲线计算出每毫升酶生成的 α -萘酚量。酶源经蛋白质含量测定得出蛋白质含量 (mg/mL),计算出羧酸酯酶的比活力 ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{mg pr}$)。以上过程重复 3 次。

1.4.2 谷胱甘肽 S-转移酶活力的测定 参照 Wu 和 Miyata (2005) 方法,取西花蓟马成虫 40 头,在液氮中冷冻后立刻加入 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH7.0) 2 mL 在冰浴条件下迅速充分匀浆,匀浆液于 4℃、10 000 r/min 离心 10 min,分离上清液即为酶液,冰浴待用。以 CDNB 为底物,在试管中依次加入 2.4 mL 的 66 mmol/L 磷酸缓冲液,0.3 mL 的 50 mmol/L 谷胱甘肽,0.1 mL 的 0.03 mol/L CDNB,0.2 mL 的酶液,立即混匀,在 27℃ 水浴条件下反应 5 min,340 nm 下测 OD 值,空白对照以 0.2 mL 磷酸缓冲液代替酶液。酶源经蛋白质含量测定,计算出谷胱甘肽转移酶的比活力 ($\text{OD}/\text{min}/\text{mg pr}$)。以上过程重复 3 次。

1.4.3 乙酰胆碱酯酶活力的测定 参照 Moores (1994) 方法,取西花蓟马成虫 40 头,在液氮中冷冻后立刻加入 0.066 mol/L 磷酸缓冲液 (pH7.4) 2 mL 在冰浴条件下迅速充分匀浆,匀浆液于 4℃、10 000 r/min 离心 10 min,分离上清液即为酶液,冰浴待用。在试管中依次加入 2.2 mL 0.1 mol/L pH7.4 的磷酸缓冲液,0.1 mL 磷酸缓冲液与 DTNB (1:2) 混合液,0.4 mL 酶液。于 27℃ 恒温

水浴振荡反应 15 min,加入 0.5 mL 1×10^{-3} mol/L 毒扁豆碱终止反应,混匀后在 412 nm 下测 OD 值,空白对照以 0.4 mL 磷酸缓冲液代替酶液。求出各 OD 值对应的硫代胆碱的量,根据蛋白质标准曲线查出酶源蛋白质含量,计算出乙酰胆碱酯酶的比活力 ($\text{nmol}/\text{min}/\text{mg pr}$)。以上过程重复 3 次。

1.5 蛋白总量测定

参照考马斯亮蓝 G-250 染色法 (Bradford, 1976)。吸取酶液 0.3 mL 于 10 mL 试管中,空白对照以 0.3 mL 磷酸缓冲液代替,加入 5 mL 考马斯亮蓝 G-250 试剂,充分混匀于 25℃ 恒温水浴染色 2 min,水浴后 5 min 内在 595 nm 下比色测 OD 值。重复 3 次取平均值,根据牛血清白蛋白标准曲线计算出蛋白质含量,除以 0.3 即每毫升酶液中的蛋白含量 ($\text{mg pr}/\text{mL}$)。

1.6 数据分析

交互抗性和增效剂测定结果采用 Polo Plus1.0 软件分析得出 LC_{50} 值、95% 置信区间和斜率,抗性倍数 RR_{50} 为抗性品系的 LC_{50} 与敏感品系 LC_{50} 的比值,95% 置信区间不重叠表示差异显著,用 SPSS 14.0 统计软件进行统计学分析,用 Duncan's 多重比较进行酶活性差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 西花蓟马抗吡虫啉种群筛选

在使用吡虫啉对西花蓟马筛选的过程中发现 (表 1),前 23 代的筛选中,西花蓟马对吡虫啉的抗性上升比较缓慢,经过 23 代筛选,西花蓟马对吡虫啉的抗性仅上升到 5.80 倍;25~35 代西花蓟马对吡虫啉抗性发展速度显著提高,第 35 代抗性倍数达到 21.26 倍,为中等抗性水平。

2.2 交互抗性生物测定结果

交互抗性结果表明 (表 1),抗吡虫啉品系对阿维菌素 ($\text{RR}_{50} = 12.38$) 和甲维盐 ($\text{RR}_{50} = 10.26$) 存在中等水平交互抗性 ($10 < \text{RR}_{50} \leq 30$),对氯氟氰菊酯 ($\text{RR}_{50} = 7.72$)、灭多威 ($\text{RR}_{50} = 5.11$) 和毒死蜱 ($\text{RR}_{50} = 4.20$) 存在低水平交互抗性 ($3 \leq \text{RR}_{50} \leq 10$)。

2.3 增效剂生物测定结果

增效剂试验结果 (表 3) 表明:非特异性酯酶抑制剂 DEF 和羧酸酯酶抑制剂 TTP 对抗吡虫啉

表 1 西花蓟马对吡虫啉的抗性发展

Table 1 Resistance development of *Frankliniella occidentalis* to imidacloprid

选育代数 Selected generation	试虫数 No.	斜率(± 标准差) Slope(± SE)	LC ₅₀ (95% 置信区间) (mg AI litre ⁻¹) (95% CI)	抗性倍数 RR ₅₀
F ₀	420	1.365 ± 0.130	23.672(18.755 – 29.686)	1.00
F ₂₃	385	1.826 ± 0.173	137.377(110.097 – 170.246)	5.80
F ₂₅	409	1.459 ± 0.112	183.169(146.796 – 226.995)	7.74
F ₂₇	347	1.895 ± 0.194	206.069(171.739 – 247.553)	8.72
F ₂₉	344	1.879 ± 0.200	251.646(208.896 – 301.815)	10.63
F ₃₁	352	1.961 ± 0.192	301.975(250.676 – 362.179)	12.76
F ₃₃	375	1.942 ± 0.175	411.634(334.234 – 482.905)	17.39
F ₃₅	361	1.983 ± 0.205	503.292(417.793 – 603.631)	21.26

注:抗性倍数 RR₅₀ = LC₅₀ (BK 品系) / LC₅₀ (S 品系), CI: 置信区间, 表 2 同。

Resistance ratio = LC₅₀ of BK / LC₅₀ of S, CI: confidence interval. The same for Table 2.

表 2 西花蓟马抗吡虫啉品系对 5 种杀虫剂的抗药性

Table 2 Resistance survey of imidacloprid resistant strain of *Frankliniella occidentalis* to five insecticides

药剂种类 Insecticide	试虫品系 Strain	斜率(± 标准差) Slope(± SE)	LC ₅₀ (95% 置信区间) (mg AI litre ⁻¹) (95% CI)	抗性倍数 RR ₅₀
吡虫啉	BK	1.983 ± 0.205	503.292(417.793 – 603.631)	21.26
Imidacloprid	S	1.365 ± 0.130	23.672(18.755 – 29.686)	1.00
阿维菌素	BK	1.979 ± 0.204	161.570(137.610 – 169.796)	12.38
Abamectin	S	1.452 ± 0.132	13.053(10.494 – 16.208)	1.00
甲维盐	BK	1.755 ± 0.139	20.278(17.828 – 23.218)	10.26
Emamectin benzoate	S	1.771 ± 0.164	1.976(1.627 – 2.392)	1.00
氯氟氰菊酯	BK	1.710 ± 0.154	1 285.988(1043.942 – 1578.854)	7.72
Cyhalothrin	S	1.506 ± 0.152	162.993(130.646 – 202.518)	1.00
灭多威	BK	1.828 ± 0.161	37.606(31.880 – 44.563)	5.11
Methomyl	S	1.384 ± 0.132	7.353(5.863 – 9.243)	1.00
毒死蜱	BK	1.494 ± 0.120	268.098(219.725 – 326.255)	4.20
Chlorpyrifos	S	1.563 ± 0.132	63.811(53.822 – 75.486)	1.00

表 3 3 种增效剂对抗吡虫啉品系和敏感品系西花蓟马增效作用

Table 3 Synergism of imidacloprid by TPP, DEF and DEM in BK and S strain of *Frankliniella occidentalis*

增效剂种类 Synergist	试虫品系 Strain	斜率(± 标准差) Slope(± SE)	LC ₅₀ (95% 置信区间) (mg AI litre ⁻¹) (95% CI)	种群增效倍数 SR ₅₀	实际增效倍数 SR ₅₀
吡虫啉	BK	1.983 ± 0.205	503.292(417.793 – 603.631)	—	1.00a
Imidacloprid	S	1.365 ± 0.130	23.672(18.755 – 29.686)	—	
+ DEF	BK	1.980 ± 0.127	60.647(48.716 – 75.259)	8.30	6.38bc
	S	2.037 ± 0.197	18.188(15.518 – 21.420)	1.30	
+ TTP	BK	1.881 ± 0.121	73.446(59.000 – 91.128)	6.85	5.52bc
	S	2.138 ± 0.199	19.164(16.132 – 22.744)	1.24	
+ DEM	BK	1.956 ± 0.119	296.713(249.583 – 350.716)	1.70	1.60b
	S	1.961 ± 0.192	22.285(18.790 – 26.540)	1.06	

注:种群增效倍数 = LC₅₀ (吡虫啉) / LC₅₀ (吡虫啉 + 增效剂), 实际增效倍数 = 抗性种群增效倍数 / 敏感种群增效倍数, 表格中不同字母表示显著性差异 (Duncan's, P < 0.05)。

synergism ratio = LC₅₀ (imidacloprid) / LC₅₀ (imidacloprid + synergist), actual synergism ratio = SR₅₀ (BK) / SR₅₀ (S). Data followed by difference letters indicate significantly different at 0.05 level by Duncan's multiple range test.

品系西花蓟马增效作用显著,增效倍数分别为 $SR_{50} = 6.38$ 和 $SR_{50} = 5.52$,且两者之间不存在显著差异 ($P < 0.05$),推测非特异性酯酶中羧酸酯酶在西花蓟马对吡虫啉的抗性中发挥了主导作用;DEM 对抗吡虫啉品系西花蓟马也产生了显著的增效作用 ($SR_{50} = 1.60$ 倍),表明谷胱甘肽 S-转移酶在西花蓟马对吡虫啉的抗性中也起到了一定作用 ($P < 0.05$)。

表 4 抗吡虫啉种群和敏感种群西花蓟马谷胱甘肽 S-转移酶、羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的比活力
Table 4 GST, CarE and AChE activities in BK and S populations of *Frankliniella occidentalis*

试虫品系 Strain	羧酸酯酶 CarE activity (nmol/mg pr/min)	谷胱甘肽 S-转移酶 GST activity (OD/mg pr/min)	乙酰胆碱酯酶 AChE activity (nmol/mg pr/min)
BK	11.53 ± 1.04a	1.84 ± 0.176a	25.52 ± 2.31a
S	2.28 ± 0.25b	1.13 ± 0.09b	21.72 ± 2.01a
Ratio rate	5.06	1.63	1.17

注:表中不同字母表示差异显著 (Duncan's, $P < 0.05$)。
The different letters indicate significantly different at 0.05 level by Duncan's multiple range test. Ratio rate = activity (BK)/activity (S).

3 讨论

现普遍认为,相同作用机理的杀虫剂之间大都有交互抗性 (Ffrench-Constant and Roush, 1991),不同作用机理的杀虫剂品种之间由于相同的代谢解毒机制也可能产生交互抗性:Jensen (1998)、Maymó 等 (2002) 和 López-Soler (2008) 研究表明西花蓟马对氨基甲酸酯类杀虫剂产生抗性时一般伴随着酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性升高,并且对同类杀虫剂之间存在交互抗性;由羧酸酯酶和谷胱甘肽转移酶介导的代谢解毒作用也是西花蓟马对甲维盐产生抗性的主要因素,并且与阿维菌素具有较高水平的交互抗性,对新烟碱类杀虫剂吡虫啉也具有低水平交互抗性 (王圣印等, 2012)。交互抗性研究发现西花蓟马对吡虫啉与阿维菌素和甲维盐存在中等水平交互抗性,对氯氟氰菊酯、灭多威和毒死蜱存在低水平交互抗性,原因可能是西花蓟马对吡虫啉和其他供试杀虫剂共享羧酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶代谢解毒机制。增效剂试验和酶活性测定结果表明羧酸酯酶在西花蓟马对吡虫啉抗性中起重要作用,谷胱甘肽 S-转移酶在抗性中也发挥了一定作用,这与 B 型烟粉虱和棉蚜对吡虫啉的抗性机制相似。

2.4 酶活性测定结果

酶活性测定结果 (表 4) 表明,相对于敏感品系 (S),抗吡虫啉品系 (BK) 的羧酸酯酶活性显著提高,是敏感品系的 5.06 倍,二者之间具有显著差异;谷胱甘肽 S-转移酶活性有一定程度的提高,二者之间差异显著,提高到 1.63 倍;乙酰胆碱酯酶活性无种群差异。

Rauch 和 Nauen (2003) 发现抗吡虫啉的 B 型烟粉虱呈现羧酸酯酶活性增高的现象;潘文亮 (2003)、李菁和韩召军 (2007) 研究发现抗吡虫啉棉蚜品系体内羧酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶的比活力明显高于敏感品系。

综合前面所述,在同一生产季节中,防治西花蓟马时应尽量避免吡虫啉与阿维菌素类杀虫剂在相同地块使用,以降低抗性产生的风险,延长吡虫啉的使用寿命。羧酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶的主要功能是通过杀虫剂等外源物质的解毒代谢来保护西花蓟马免受杀虫剂伤害,在农业生产中可采取添加羧酸酯酶抑制剂 TPP 和谷胱甘肽 S-转移酶抑制剂 DEM 的办法增强吡虫啉对西花蓟马的防治效果,降低生产成本,提高经济效益;在后续研究中,应着重寻找对吡虫啉不存在交互抗性的杀虫剂进行推广。

参考文献 (References)

Bielza P, Quinto V, Grávalos C, Fernández E, Abellán J, Contreras J, 2008. Stability of spinosad resistance in *Frankliniella occidentalis* (Pergande) under laboratory conditions. *B. Entomol. Res.*, 98(4):35–59.
Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the

- quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72:248 – 254.
- Brodsgaard HF, 1994. Insecticide resistance in European and African strains of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) tested in a new residue-on-glass test. *J. Econ. Entomol.*, 87(5):1141 – 1146.
- Ffrench-Constant RH, Roush RT, 1991. Gene mapping and cross-resistance in cyclodiene insecticide-resistant *Drosophila melanogaster* (Mg.). *Genet. Res.*, 57(1):17 – 21.
- Grant AH, Tanya MJ, 2005. Monitoring insecticide resistance in Australian *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae) detects fipronil and spinosad resistance. *Aust. J. Entomol.*, 44(3):299 – 303.
- Liu MY, Casida JE, 1993. High affinity binding of [3 H] imidacloprid in the insect acetylcholine receptor. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 46(1):40 – 46.
- López-Soler N, Cervera A, D Moores GD, Martínez-Pardo R, Garcerá MD, 2008. Esterase isoenzymes and insecticide resistance in *Frankliniella occidentalis* populations from the south-east region of Spain. *Pest Manag. Sci.*, 64(12):1258 – 1266.
- Maymó AC, Cervera A, Sarabia R, Martínez-Pardo R, Garcerá MD, 2002. Evaluation of metabolic detoxifying enzyme activities and insecticide resistance in *Frankliniella occidentalis*. *Pest Manag. Sci.*, 58(9):928 – 934.
- Moores GD, Devine GJ, Devonshire AL, 1994. Insecticide-insensitive acetylcholinesterase can enhance esterase-based resistance in *Myzus persicae* and *Myzus nicotianae*. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 49(2):114 – 120.
- Rauch N, Nauen R, 2003. Identification of biochemical markers linked to neonicotinoid cross resistance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 54(4):165 – 176.
- Van Asperen KA, 1962. Study of housefly esterases by means of a sensitive colorimetric method. *J. Insect Physiol.*, 8(4):401 – 416.
- Wu G, Miyata T, 2005. Susceptibilities to methamidophos and enzymatic characteristics in 18 species of pest insects and their natural enemies in crucifer vegetable crops. *Pestic. Biochem. Phys.*, 82(1):79 – 93.
- Zhang SY, Kono S, Murai T, Miyata T, 2008. Mechanisms of resistance to spinosad in the western flower thrip, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Insect Sci.*, 15(2):125 – 132.
- Zhao G, Liu W, Brown JM, Knowles CO, 1995. Insecticide resistance in field and laboratory strains of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *J. Econ. Entomol.*, 88(5):1164 – 1170.
- 李菁, 韩召军, 2007. 棉蚜对吡虫啉抗性及其机理的初步研究. *农药学学报*, 3:257 – 262.
- 潘文亮, 党志红, 高占林, 2003. 棉蚜抗吡虫啉品系和敏感品系主要解毒酶活性比较. *昆虫学报*, 46(6):793 – 796.
- 王圣印, 于毅, 刘永杰, 2012. 西花蓟马抗甲氨基阿维菌素苯甲酸盐种群的交互抗性 with 升华抗性机制. *植物保护学报*, 39(2):159 – 165.
- 王泽华, 侯文杰, 郝晨彦, 吴青君, 徐宝云, 张友军, 2011. 北京地区西花蓟马田间种群的抗药性监测. *应用昆虫学报*, 48(3):542 – 547.