

两种赤眼蜂抗/耐药种群 P450 基因的表达模式分析*

鲁艳辉^{1**} 谢连城^{1**} 杨亚军¹ 徐红星¹
臧连生² 吕仲贤^{1***} 田俊策^{1***}

(1. 农产品质量安全全国重点实验室, 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021;

2. 绿色农药全国重点实验室, 贵州大学, 贵阳 550025)

摘要 【目的】利用赤眼蜂防治水稻害虫具有绿色、安全、环保等优点。但化学防治与生物防治均用于水稻害虫防治, 释放到田间的赤眼蜂不可避免与农药接触。本文研究旨在提高赤眼蜂抗/耐药性, 使其更好地发挥对田间害虫控制作用。【方法】利用荧光定量 PCR (RT-qPCR) 技术分别测定了稻螟赤眼蜂 *Trichogramma japonicum* 和螟黄赤眼蜂 *T. chilonis* 对吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮和烯啶虫胺的抗/耐药种群 P450 基因表达量。【结果】稻螟赤眼蜂所有抗/耐药种群不同 P450 基因均呈现不同程度的差异表达。其中, 耐噻虫嗪稻螟赤眼蜂种群 *CYP4C1* 和 *CYP4G15* 基因显著上调表达; 耐噻嗪酮稻螟赤眼蜂种群 *CYP4C1*、*CYP6A2* 和 *CYP9E2* 基因显著上调表达; 烯啶虫胺抗性稻螟赤眼蜂种群 *CYP4C1*、*CYP4G15*、*CYP6A14* 和 *CYP6K1* 基因显著上调表达。螟黄赤眼蜂吡虫啉抗性种群 *CYP4AA1*、*CYP6A2*、*CYP9AG4*、*CYP9E2*、*CYP9P3*、*CYP307A1* 和 *CYP315A1* 基因显著上调表达; 噻虫嗪抗性种群 *CYP9AG3* 基因显著上调表达; 噻嗪酮耐性种群 *CYP4AA1*、*CYP6A2*、*CYP9E2* 和 *CYP307A1* 基因显著上调表达; 烯啶虫胺抗性种群 *CYP4G43*、*CYP9P3* 和 *CYP307A1* 基因显著上调表达。【结论】两种不同赤眼蜂对不同药剂产生抗/耐药性后, 分别引起了不同 P450 基因表达量的变化, 初步明确了赤眼蜂的抗/耐药性机制, 为抗/耐药性赤眼蜂的田间应用奠定了理论基础。
关键词 稻螟赤眼蜂; 螟黄赤眼蜂; 抗/耐药性; P450; 基因表达

Insecticide induced expression of P450 genes in resistant and tolerant populations of *Trichogramma japonicum* and *Trichogramma chilonis*

LU Yan-Hui^{1**} XIE Lian-Cheng^{1**} YANG Ya-Jun¹ XU Hong-Xing¹
ZANG Lian-Sheng² LÜ Zhong-Xian^{1***} Tian Jun-Ce^{1***}

(1. State Key Laboratory for Quality and Safety of Agro-Products, Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 2. State Key Laboratory of Green Pesticide, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract 【Aim】To determine the effect of exposure to commonly used insecticides on expression of P450 genes in the wasps *Trichogramma japonicum* and *Trichogramma chilonis*, in order to further understanding of the mechanisms responsible for insecticide tolerance in these species, and promote their use for pest management purposes. 【Methods】Expression of the P450 genes of *T. japonicum* and *T. chilonis* populations that were either resistant, ortolerant, to imidacloprid, thiothiazide, thiazone and nitenpyram was determined using RT-qPCR. 【Results】The expression of several P450 genes varied across populations of *T. japonicum*. Among these, *CYP4C1* and *CYP4G15* were significantly upregulated in thiothiazide-tolerant populations, *CYP4C1*, *CYP6A2*, and *CYP9E2* in thiazone-resistant populations, and *CYP4C1*, *CYP4G15*, *CYP6A14*, and *CYP6K1* in nitenpyram-resistant populations of *T. japonicum*. *CYP4AA1*, *CYP6A2*, *CYP9AG4*, *CYP9E2*, *CYP9P3*, *CYP307A1*, and *CYP315A1* were upregulated in imidacloprid-tolerant populations of *T. chilonis*, *CYP9AG3* in thiothiazide-tolerant

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划专项 (2023YFD1400800); 国家水稻产业技术体系 (CARS-01)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: luyanhui4321@126.com; 15738816862@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: luzxmh@126.com; tianjunce@163.com

收稿日期 Received: 2025-02-07; 接受日期 Accepted: 2025-04-09

populations of *T. chilonis*, and *CYP4AA1*, *CYP6A2*, *CYP9E2*, and *CYP307A1* in nitenpyram-tolerant populations of *T. chilonis*.

[Conclusion] These results show that two *Trichogramma* species from resistant, or tolerant, populations differ in P450 gene expression, a finding that improves understanding of the mechanism underlying pesticide resistance in these species, and lays a solid theoretical foundation for the release of resistant, or tolerant, *Trichogramma* wasps for biological control.

Key words *Trichogramma japonicum*; *Trichogramma chilonis*; insecticide resistance/tolerance; P450; gene expression

赤眼蜂属 *Trichogramma* 隶属膜翅目细腰亚目小蜂总科赤眼蜂科, 主要应用于生物防治农林害虫, 可寄生害虫的种类多, 高达 400 多种(李增鑫等, 2021)。赤眼蜂成虫将卵产在寄主害虫的卵内, 取食寄主卵作为营养, 致使寄主卵不能孵化。目前, 全球人工繁殖释放的赤眼蜂种类较多, 主要用于防治水稻、玉米、棉花、松树、苹果树和云杉等农林害虫。稻螟赤眼蜂 *Trichogramma japonicum* 和螟黄赤眼蜂 *T. chilonis* 是我国稻田用于生物防治的重要优势寄生蜂, 在水稻害虫防治中发挥了重要作用(董本春等, 2001; Xie *et al.*, 2022)。

目前, 水稻害虫的防治仍离不开化学农药, 常常以化学防治与生物防治相结合。频繁使用化学农药虽然可以有效消灭害虫, 但也给非靶标的寄生性天敌带来很多负面影响。杀虫剂的使用不仅可导致寄生蜂直接死亡, 低剂量的农药残留还能影响赤眼蜂的寿命、发育速率、繁殖力、后代性比以及飞行能力和搜寻能力等。三唑酮、噻虫嗪和毒死蜱处理稻螟赤眼蜂后, 导致其羽化率均降低、羽化蜂畸形率高、寄生能力下降, 爬行和飞行能力丧失等(王子辰等, 2016)。吡蚜酮和井冈霉素处理稻螟赤眼蜂后显著影响其发育历期, 降低其寄生能力(田俊策等, 2017)。张唯伟等(2019)发现噻虫嗪和烯啶虫胺处理螟黄赤眼蜂可导致其羽化率显著降低。氯虫苯甲酰胺也能降低螟黄赤眼蜂的羽化率及寄生能力(张俊杰等, 2014; 朱文雅等, 2024)。李光耀(2017)研究发现经亚致死剂量的噻虫嗪和噻虫胺处理后, 玉米螟赤眼蜂 *T. ostrinae* 羽化率显著降低, 且随着药剂剂量的增加, 子代单雌寄生数也相应提高。因此, 筛选对化学药剂具有一定耐受能力的赤眼蜂种群, 初步明确其耐药性机理, 对农业生产具有重要意义。

昆虫耐药性的形成主要是由解毒酶代谢能

力增强导致的。通常昆虫对杀虫剂的代谢分为初级代谢、次级代谢和排泄三个阶段(Xu *et al.*, 2005; 高希武和梁沛, 2022)。P450 多功能氧化酶系(P450s)是参与初级代谢的主要酶系之一, 可直接催化进入昆虫体内的杀虫剂, 使其官能团的亲水性和杀虫活性丧失, 转化为低毒或无毒的水溶性产物。细胞色素 P450 基因的高表达能够增强昆虫对化学农药的抵抗力, 但是在寄生蜂中的研究较少(朱文雅等, 2024)。昆虫 P450 基因可以分为 4 个簇, 分别为 CYP2、CYP3、CYP4 及线粒体(Mitochondrion)簇(Feyereisen, 2012), 其中 CYP2 簇的基因参与环境响应, CYP3 簇基因主要参与代谢外源性物质(如化学农药等), CYP4 簇的基因主要的功能是代谢外源有毒化学物质(如化学农药、保幼激素等), 线粒体家族基因参与蜕皮激素的合成(Zhu *et al.*, 2013)。研究发现寄生蜂 P450 基因包含 18 个基因家族, 其中 17 个家族可以被分类 4 个簇, 线粒体簇包含 6 个基因家族(CYP12、CYP49、CYP301、CYP301、CYP314 和 CYP315), CYP2 簇包含 7 个基因家族(CYP15、CYP18、CYP303、CYP304、CYP305、CYP306 和 CYP307), CYP3 簇包含 CYP6、CYP9 和 CYP28, 而 CYP4 簇只含 CYP4 基因家族(尹传林等, 2019)。近年来, 关于 P450 基因表达参与昆虫对杀虫剂解毒代谢的研究较多。王强(2017)研究表明 *CYP6CM1* 和 *CYP4G68* 参与了烟粉虱 *Bemisia tabaci* 对吡虫啉的代谢, 导致其抗性形成; 杨媛雪(2017)研究证实吡虫啉诱导敏感品系褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 后, CYP3 家族, CYP4 家族及 CYP2 家族 P450 基因的表达量在褐飞虱抗性种群中显著上调; 张小磊(2016)研究发现, *CYP6FL4*、*CYP6CW1*、*CYP439A1*、*CYP4DC1* 与 *CYP4C78* 基因的表达量在褐飞虱烯啶虫胺抗性种群中明显上调, 说明这些基因可能参与了褐飞虱对烯啶虫胺的抗性

形成与发展。Xu 等(2019, 2024)研究发现 P450s 基 因 *CYP6CV5*、*CYP9A68*、*CYP321F3* 和 *CYP324A12* 表达上调, 促进了二化螟 *Chilo suppressalis* 对氯虫苯甲酰胺的抗性形成。

目前, 对赤眼蜂耐药性生理生化机理研究鲜有报道。本实验室前期测定了 7 种稻田非鳞翅目靶标农药对稻螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂安全性, 在此基础上用 4 种药剂筛选了稻螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂的抗/耐药性种群。本研究在前期研究的基础上测定了上述两种赤眼蜂耐药种群 P450 基因的表达式, 为初步明确赤眼蜂的抗/耐药性机制, 以及抗/耐药性赤眼蜂的田间应用奠定了理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

试验所用米蛾 *Corcyra cephalonica* 在人工气候室[温度 (26 ± 1) °C、相对湿度 75% ± 5%、光周期 14L : 10D]繁育多代(张俊杰等, 2012), 收集新鲜米蛾卵粘在有双面胶纸片 (2 cm × 1 cm) 上制成卵卡, 置于 30 W 紫外灯照射杀胚 45 min, 供繁蜂用。稻螟赤眼蜂采自杭州市萧山区水稻田, 螟黄赤眼蜂来自吉林农业大学生物防治研究所天敌昆虫工程研究中心。两种赤眼蜂均利用米蛾卵在不接触任何药剂的情况下连续繁育多代作为敏感种群; 室内分别利用不同化学杀虫剂连续筛选多代获得 4 种稻田常用杀虫剂

的抗/耐药性种群。抗/耐药性种群相关信息见表 1。待其羽化时, 收集耐药性种群的活蜂, 液氮速冻, 置于 - 80 °C 超低温冰箱保存, 供 RNA 提取用。

1.2 供试药剂

95.8%吡虫啉、95%噻虫嗪、97%噻嗪酮、95.8%烯啶虫胺原药购自上海吉至生化科技有限公司。

1.3 基因筛选与 RT-qPCR 引物设计

分别根据稻螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂的敏感和抗/耐药性种群转录组测序分析结果, 筛选出差异常表达的 P450 基因并使用软件 Premier 5.0 设计定量引物, 并交由南京金斯瑞生物科技公司合成。稻螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂 P450 基因和内参基因的引物序列分别见表 2 和表 3。

1.4 RNA 提取与 cDNA 合成

样本总 RNA 提取利用 Tiosbio 动物组织/细胞总 RNA 快速提取试剂盒(北京宝盈同汇生物技术有限公司, 北京), 具体步骤参照试剂盒说明书进行。取 1 μL RNA 样品测定 OD₂₆₀/OD₂₈₀ (Thermo NanoDrop 2000), 比值在 1.8-2.2 之间的 RNA 样品用于 cDNA 合成。取 1.0 μg 总 RNA, 利用 Oligo dT 进行 cDNA 合成, 操作步骤参照 Thermo Fisher 反转录试剂盒说明书。cDNA 置于 - 20 °C 保存以供 RT-qPCR 用。

表 1 螟黄赤眼蜂和稻螟赤眼蜂种群对不同农药抗/耐性水平 (Xie et al., 2022)
Table 1 Resistance/tolerent level of *Trichogramma japonicum* and *T. chilonis* populations against different insecticides (Xie et al., 2022)

赤眼蜂 <i>Trichogramma</i>	品系编号 Strain no.	杀虫剂 Insecticide	致死中浓度 (95%置信 区间) (mg/L) LC ₅₀ (95% Confidence interval) (mg/L)	抗性倍数 Resistance ratio	抗性水平 Resistance level
稻螟赤眼蜂 <i>T. japonicum</i>	Tj-IM	吡虫啉 Imidachloprid	9.67 (7.536-13.455)	17.98	中抗 Moderate resistance
	Tj-TH	噻虫嗪 Thiamethoxam	0.31 (0.220-0.509)	2.50	耐药 Tolerance
	Tj-BU	噻嗪酮 Buprofezin	2.54 (1.936-3.411)	4.72	耐药 Tolerance
	Tj-NI	烯啶虫胺 Nitenpyram	3.55 (2.719-5.042)	7.41	低抗 Low resistance
螟黄赤眼蜂 <i>T. chilonis</i>	Tc-IM	吡虫啉 Imidachloprid	7.56 (5.185-14.131)	8.80	低抗 Low resistance
	Tc-TH	噻虫嗪 Thiamethoxam	2.59 (2.268-2.983)	6.90	低抗 Low resistance
	Tc-BU	噻嗪酮 Buprofezin	3.93 (2.401-7.596)	4.43	耐药 Tolerance
	Tc-NI	烯啶虫胺 Nitenpyram	5.09 (3.858-7.204)	5.67	低抗 Low resistance

表 2 稻螟赤眼蜂 P450 基因引物序列
Table 2 P450 gene primer sequences of *Trichogramma japonicum*

P450 家族 P450 family	基因简称 Gene abbreviation	基因全名 Gene full name	引物 (5'-3') Primer (5'-3')	产物长度 (bp) Product length (bp)
CYP4 家族 CYP4 family	<i>CYP4AA1</i>	<i>cytochrome P450 4AA1</i>	F: TCAACGTGCTGCAAAAAGTTC R: GATTTCGTAAACGGCATCGT	128
	<i>CYP4C1</i>	<i>cytochrome P450 4C1</i>	F: ACGCAAACAGAAACGAGCTT R: TTCTTCGCGTATGCCTTCTT	244
	<i>CYP4G15</i>	<i>cytochrome P450 4G15</i>	F: CGAACCCTGAGGTGTTTGAT R: TTTCTCAGCACCGTTGACAG	160
	<i>CYP6A14</i>	<i>cytochrome P450 6A14</i>	F: TCCCGAAAGATACGATCCAG R: GAATCGAGAACCGATGCAAT	112
	<i>CYP6A2</i>	<i>cytochrome P450 6A2</i>	F: GATCCGGAAGTATCAAGGA R: TCCTGCTCAACCTGCTTTTT	248
	<i>CYP6K1</i>	<i>cytochrome P450 6K1</i>	F: ATACCGGCCTTCGCTTATTT R: TGTGCTTGGACTTGGTGAAG	187
CYP3 家族 CYP3 family	<i>CYP9E2</i>	<i>cytochrome P450 9E2</i>	F: CGATCGTTTCCTCAGGTGAT R: CCGCCGAAGAAAAATATGAA	230
	<i>CYP9P3</i>	<i>cytochrome P450 9P3</i>	F: CCGAAAAATTCGATCCAGAA R: TTTGGCGTCGAGCTCTATTT	179
	<i>CYP302A1</i>	<i>cytochrome P450 302A1</i>	F: AATGCTGACTCCGATGATCC R: TTTGCTCTTTGCAACCTCCT	244
	<i>CYP305A1</i>	<i>cytochrome P450 305A1</i>	F: CCTGAGCCCTACCAATTCAA R: AAAGTGGGAGCCGTTTACT	200
	<i>CYP306A1</i>	<i>cytochrome P450 306A1</i>	F: TGGAAAGGAGGATCTTGGTG R: GACCTTCCCGAAGACAATGA	146
	<i>CYP307A1</i>	<i>cytochrome P450 307A1</i>	F: GGATTATGTGCAGCCGAGTT R: TCGGTGGAAGTTTGGTTTTC	126
Mito 家族 Mito family				
CYP2 家族 CYP2 family				
内参基因 Reference gene	<i>EF1</i>	<i>Elonggation factor 1</i>	F: GCCATGGTTCAAGGGATGGA R: ACCGTTCCAATACCGCCAAT	162
	<i>PABPC1</i>	<i>Polyadenylate binding protein 1</i>	F: GCGACAACATCACCAGGAGA R: GAAGAGATGGATCGCGCTGA	150

1.5 RT-qPCR 测定

以反转录合成的 cDNA 为模版, 稻螟赤眼蜂以 *EF1* 和 *PABPC1* 为内参基因、螟虫赤眼蜂以 *EF2* 和 *RPL44* 为内参基因, 分别对 P450 基因表达量进行 RT-qPCR 检测。反应体系 20 μL SYBR

(Bio-Rad) 10 μL, 上下游引物各 1 μL cDNA 模板 1 μL, ddH₂O 7 μL。反应条件: 95 °C 预变性 15 s; 95 °C 变性 5 s, 55 °C 退火 30 s, 循环 40 次, 制作融解曲线。每个处理设置 3 个生物学重复, 测定时每个生物学重复设置 3 个技术重复。

表 3 螟黄赤眼蜂 P450 基因引物序列
Table 3 P450 gene primer sequences of *Trichogramma chilonis*

P450 家族 P450 family	基因简称 Gene abbreviation	基因全名 Gene full name	引物 (5'-3') Primer (5'-3')	产物长度 (bp) Product length (bp)
CYP4 家族 CYP4 family	CYP4AA1	cytochrome P450 4AA1	F: CGCAGAAAGAAACAACAGCA R: GTGCAGCACTCGTTGATGAT	164
	CYP4AB6	cytochrome P450 4AB6	F: CCCCAGAAAATTATGGTTCCT R: ACATTTTTTCGACGCTTTTGC	255
	CYP4C1	cytochrome P450 4C1	F: CCAAGTGGAAGCAGAGAAGG R: CGGCCTGCTTGTAGTCTTTC	246
	CYP4G43	cytochrome P450 4G43	F: CCACTTGAACGTGCTGAAGA R: CGGACATGTAGTCGTGGATG	116
CYP3 家族 CYP3 family	CYP6A2	cytochrome P450 6A2	F: GCCTGCAAGAACTTGTCTCTC R: CAAGACTCGTCGACTGCAAA	203
	CYP6AQ8	cytochrome P450 6AQ8	F: GGCTTCATCGCAATTCCTTA R: CACTTTTCGCCAGTCCATTT	137
	CYP9AG3	cytochrome P450 9AG3	F: TTCTACCGCTCCTTCGAAAA R: TCTTTCTCTCCAGGCGTTGT	212
	CYP9AG4	cytochrome P450 9AG4	F: TCAACGACACGCAGAATCTC R: GTTCGGCACCAGATTGAACT	125
	CYP9E2	cytochrome P450 9E2	F: AATGCCCTACTTGGATGCAG R: ACCGGTACGACGATTCTTG	159
	CYP9P3	cytochrome P450 9P3	F: AGAGCATACGATTGGGCATC R: GCTCATAGGCCAAGAAGCAC	105
	CYP9P4	cytochrome P450 9P4	F: TCATGTTCGAGCTCATCGTC R: ATCTGGTGAATGCCGATTTC	105
CYP2 家族 CYP2 family	CYP306 A1	cytochrome P450 306A1	F: ATCTCATCGTTTTTCGGCAAG R: TCGGTATCCTCGCGATACTT	232
	CYP307A1	cytochrome P450 307A1	F: GAGAATTCAAACCCGAACGA R: GGCCTATGCACGTACGTTTT	123
Mito 家族 Mito family	CYP315A1	cytochrome P450 315A1	F: TACCAGTGGTCGATCGAGGT R: CCGTCTCGAACGAGTAGTCC	223
内参基因 Reference gene	EF2	Elonggation factor 2	F: CGTGGCGTGCGATTTAACAT R: GTTCCATGAGCCTCGGTGAA	136
	RPL44	Ribosomal protein L44	F: GCAAGGAAAGGCATGCTAGC R: TGCATTCCATCCTCAGCACA	132

1.6 数据分析

基因相对表达量的计算参照 Pfaffl 等(2004)

采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法, P450 基因相对表达量数据均利用单因素方差分析, 以 Tukey 方法进行多重比较 ($P < 0.05$); 图中误差线为标准误差。

2 结果与分析

2.1 稻螟赤眼蜂 P450 基因表达量分析

CYP4 家族基因包括 *CYP4AA1* ($P = 0.0322$)、*CYP4C1* ($P = 0.0008$) 和 *CYP4G15* ($P = 0.0001$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异。与稻螟赤眼蜂敏感种群相比, 吡虫啉抗性种群 *CYP4G15* 基因表达量显著降低; 噻虫嗪耐药种群 *CYP4C1* 和 *CYP4G15* 基因表达量显著提高; 噻嗪酮耐药种群 *CYP4AA1* 基因表达量显著降低, 而 *CYP4C1* 基因表达量显著提高; 烯啶虫胺

抗性种群 *CYP4C1* 和 *CYP4G15* 基因表达量显著提高, 与噻虫嗪耐药种群类似 (图 1: A-C)。

CYP6 家族基因包括 *CYP6A2* ($P = 0.0001$)、*CYP6A14* ($P = 0.0006$) 和 *CYP6K1* ($P = 0.0019$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异。与稻螟赤眼蜂敏感种群相比, 吡虫啉和噻虫嗪抗/耐药性种群所测定测 CYP6 家族的基因表达量无显著差异; 噻嗪酮耐药种群 *CYP6A2* 基因表达量显著提高 ($P < 0.05$), 而 *CYP6A14* 和 *CYP6K1* 基因表达量无显著差异; 烯啶虫胺抗性种群 *CYP6A14* 和 *CYP6K1* 基因表达量显著提高 (图 2: A-C)。

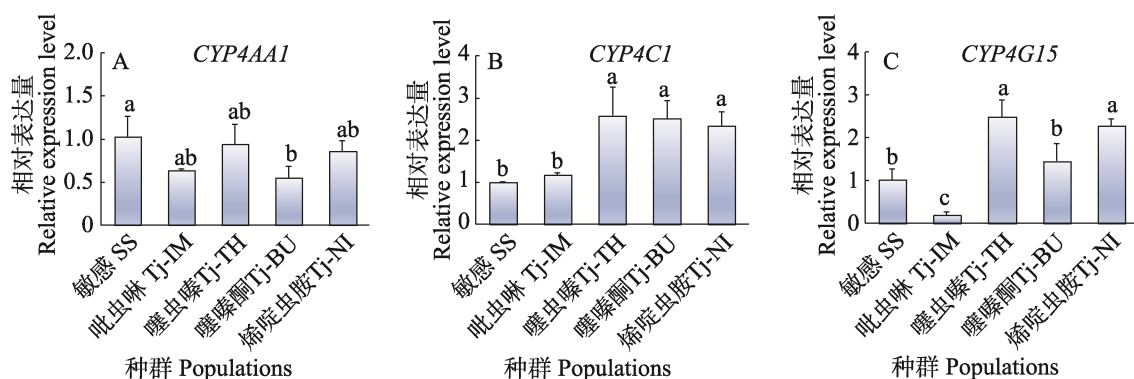


图 1 稻螟赤眼蜂 CYP4 家族基因表达量分析

Fig. 1 Relative expression level of CYP4 gene family from *Trichogramma japonicum*

A. *CYP4AA1* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; B. *CYP4C1* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; C. *CYP4G15* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。SS: 稻螟赤眼蜂敏感种群; Tj-IM: 稻螟赤眼蜂吡虫啉抗/耐性种群; Tj-TH: 稻螟赤眼蜂噻虫嗪抗/耐性种群; Tj-BU: 稻螟赤眼蜂噻嗪酮抗/耐性种群; Tj-NI: 稻螟赤眼蜂烯啶虫胺抗/耐性种群, 图 2-图 4 同。柱上不同小写字母代表各种群间具有显著差异

($P < 0.05$, Tukey 法), 下图同。

A. Expression levels of *CYP4AA1* in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*; B. Expression levels of *CYP4C1* in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*; C. Expression levels of *CYP4G15* in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*. SS: Susceptible population of *T. japonicum*; Tj-IM: Imidacloprid resistant/tolerant population of *T. japonicum*; Tj-TH: Thiamethoxam resistant/tolerant population of *T. japonicum*; Tj-BU: Buprofezin resistant/tolerant population of *T. japonicum*; Tj-NI: Nitenpyram resistant/tolerant population of *T. japonicum*, the same for Fig.2-Fig.4. Different lowercase letters above bars represent significant difference between various groups ($P < 0.05$, Tukey method). The same below.

CYP9 家族基因包括 *CYP9E2* ($P = 0.0001$) 和 *CYP9P3* ($P = 0.0076$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异。与稻螟赤眼蜂敏感种群相比, 吡虫啉抗性种群 *CYP9E2* 基因表达量显著降低; 噻虫嗪耐药种群 *CYP9P3* 基因表达量显著降低; 噻嗪酮耐药种群 *CYP9E2* 基因表达量显著提高; 烯啶虫胺抗性种群 *CYP9E2* 和 *CYP9P3* 基因表达量均无显著变化 (图 3: A-B)。

Mito 家族包括 *CYP302A1* ($P = 0.0002$); *CYP2*

家族基因包括 *CYP305A1* ($P = 0.0064$)、*CYP306A1* ($P = 0.0281$) 和 *CYP307A1* ($P = 0.0339$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异。与稻螟赤眼蜂敏感种群相比, 吡虫啉抗性种群 *CYP305A1* 基因表达量显著降低; 噻虫嗪耐药种群 *CYP302A1* 基因表达量显著降低; 噻嗪酮耐药种群 *CYP305A1* 和 *CYP307A1* 基因表达量显著降低; 烯啶虫胺抗性种群 *CYP302A1*、*CYP305A1*、*CYP306A1* 和 *CYP307A1* 基因表达量均无显著差异 (图 4: A-D)。

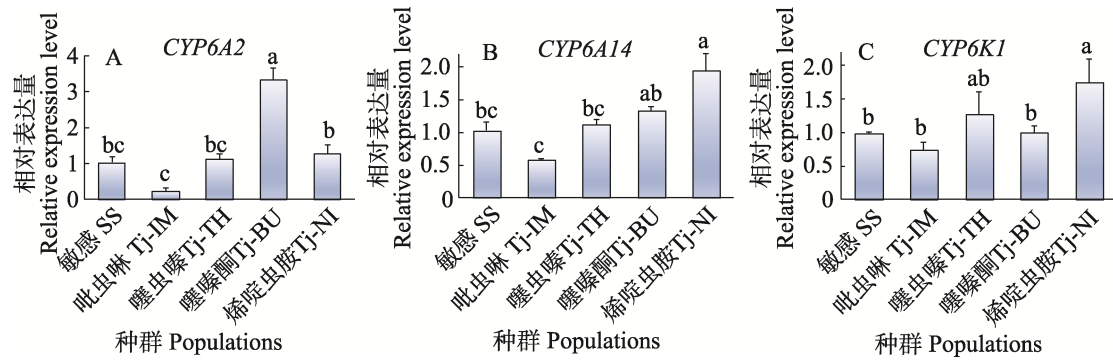


图2 稻螟赤眼蜂 CYP6 家族基因表达量分析

Fig. 2 Relative expression level of CYP6 gene family from *Trichogramma japonicum*

A. CYP6A2 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; B. CYP6A14 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; C. CYP6K1 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。

A. Expression levels of CYP6A2 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*;
B. Expression levels of CYP6A14 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*;
C. Expression levels of CYP6K1 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*.

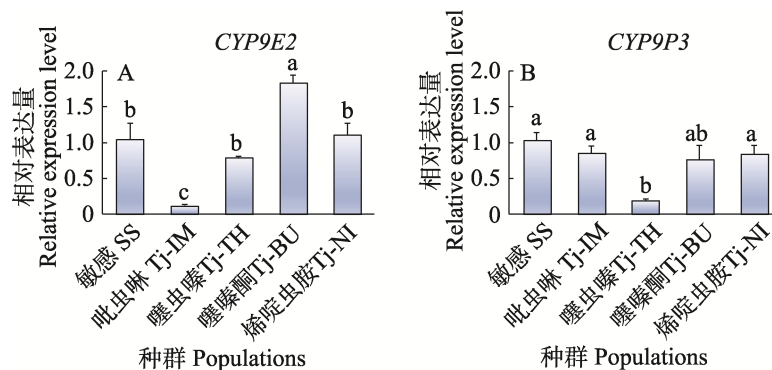


图3 稻螟赤眼蜂 CYP9 家族基因表达量分析

Fig. 3 Relative expression level of CYP9 gene family from *Trichogramma japonicum*

A. CYP9E2 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析;

B. CYP9P3 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。

A. Expression levels of CYP9E2 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*;
B. Expression levels of CYP9P3 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*.

2.2 螟黄赤眼蜂 P450 基因表达量分析

CYP4 家族基因包括 CYP4AA1 ($P = 0.0008$)、CYP4AB6 ($P = 0.0003$)、CYP4C1 ($P = 0.0022$) 和 CYP4G43 ($P = 0.0001$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异。与螟黄赤眼蜂敏感种群相比,吡虫啉抗性种群 CYP4AA1 基因表达量显著提高;噻虫嗪耐药种群 CYP4C1 和 CYP4G43 基因表达量显著降低;噻虫酮耐药种群 CYP4AA1 基因表达量显著提高,而 CYP4AB6 和 CYP4G43 基因表达量显著降低;烯啶虫胺抗性种群 CYP4G43 基因表达量显著提高(图 5: A-D)。

CYP6 家族基因包括 CYP6A2 ($P = 0.0001$) 和 CYP6AQ8 ($P = 0.0059$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异。与螟黄赤眼蜂敏感种群相比,吡虫啉抗性种群 CYP6A2 和 CYP6AQ8 基因表达量均有所提高,但 CYP6AQ8 基因表达与对照相比无显著差异;噻虫嗪耐药种群 CYP6A2 和 CYP6AQ8 基因表达量无显著变化;噻虫酮耐药种群 CYP6A2 基因表达量显著提高,而 CYP4AB6 和 CYP4G43 基因表达量显著降低;烯啶虫胺抗性种群 CYP6A2 和 CYP6AQ8 基因表达量无显著变化,与噻虫嗪耐药种群类似(图 6: A, B)。

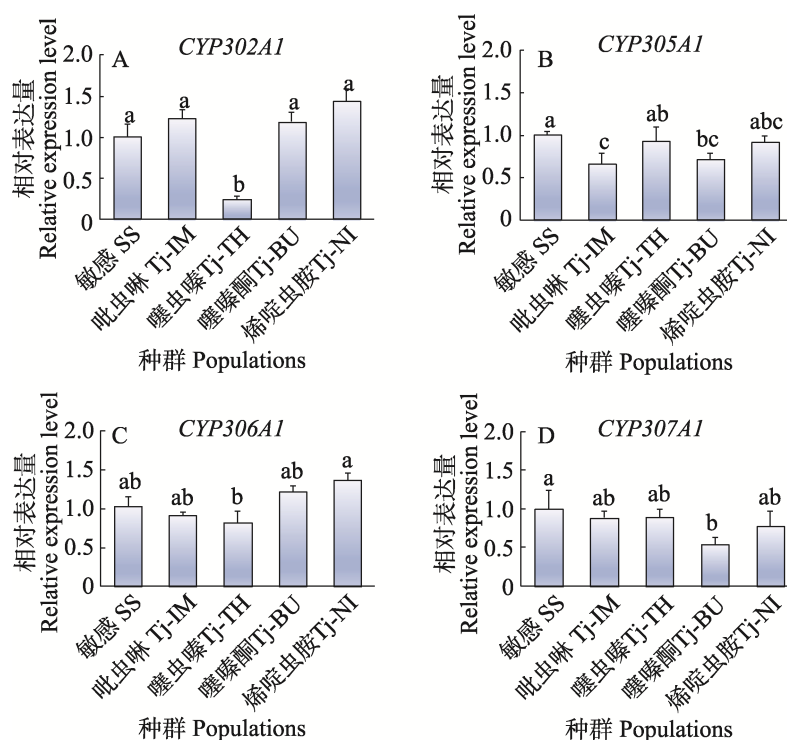


图 4 稻螟赤眼蜂 Mito 和 CYP 2 家族基因表达量分析

Fig. 4 Relative expression level of Mito and CYP2 gene family from *Trichogramma japonicum*

- A. *CYP302A1* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; B. *CYP305A1* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; C. *CYP306A1* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; D. *CYP307A1* 在稻螟赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。

- A. Expression levels of *CYP302A1* in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*;
 B. Expression levels of *CYP305A1* in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*;
 C. Expression levels of *CYP306A1* in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*;
 D. Expression levels of *CYP307A1* in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. japonicum*.

CYP9 家族基因包括 *CYP9AG3* ($P = 0.0034$)、*CYP9AG4* ($P = 0.0006$)、*CYP9E2* ($P = 0.0037$)、*CYP9P3* ($P = 0.0001$) 和 *CYP9P4* ($P = 0.0321$) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异 (图 7: A-E)。与螟黄赤眼蜂敏感种群相比, 吡虫啉抗性种群 *CYP9AG4*、*CYP9E2* 和 *CYP9P3* 基因表达量显著提高; 噻虫啉抗性种群 *CYP9AG3* 基因表达量显著提高, 而 *CYP9P3* 基因表达量显著降低; 噻嗪酮耐药种群 *CYP9E2* 基因表达量显著提高, 而 *CYP9P3* 基因表达量显著降低; 烯啶虫胺抗性种群 *CYP9P3* 基因表达量显著提高, 而其他 4 种测定的 CYP9 家族基因 *CYP9AG3*、*CYP9AG4*、*CYP9E2* 和 *CYP9P4* 表达无显著变化。

CYP2 家族基因包括 *CYP306A1* ($P = 0.0466$)、*CYP307A1* ($P = 0.0001$) 和 *CYP315A1* ($P =$

0.0001) 的表达在不同种群之间均具有显著性差异 (图 8: A-C)。与螟黄赤眼蜂敏感种群相比, 吡虫啉抗性种群 *CYP307A1* 和 *CYP315A1* 基因表达量显著提高; 噻虫啉抗性种群所测定的 *CYP306A1*、*CYP307A1* 和 *CYP315A1* 基因表达量均无显著变化; 噻嗪酮耐药种群 *CYP307A1* 基因表达量显著提高, 而 *CYP315A1* 基因表达量显著降低; 烯啶虫胺抗性种群 *CYP307A1* 基因表达量显著提高 ($P < 0.05$), 而 *CYP306A1* 和 *CYP315A1* 基因表达无显著变化。

3 结论与讨论

稻螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂是稻田害虫防治中应用较为广泛的卵寄生蜂。害虫防治往往是生物防治与化学防治的措施相结合、协调使用 (程

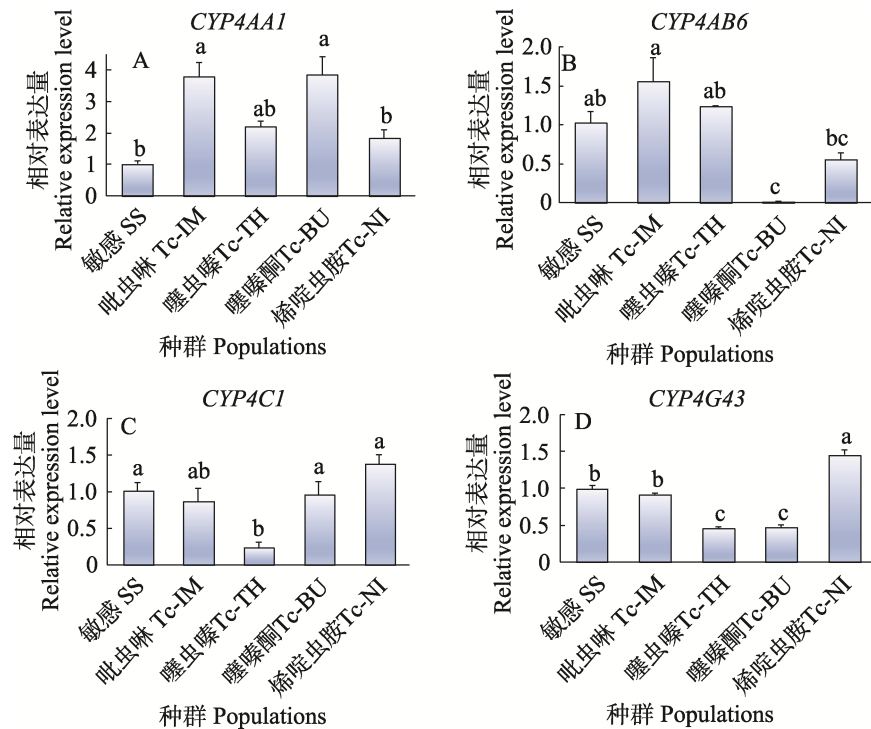


图5 螟黄赤眼蜂 CYP4 家族基因表达量分析

Fig. 5 Relative expression level of CYP4 gene family from *Trichogramma chilonis*

A. CYP4AA1 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; B. CYP4AB6 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; C. CYP4C1 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; D. CYP4G43 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。SS: 螟黄赤眼蜂敏感种群; Tc-IM: 螟黄赤眼蜂吡虫啉抗/耐性种群; Tc-TH: 螟黄赤眼蜂噻虫嗪抗/耐性种群; Tc-BU: 螟黄赤眼蜂噻嗪酮抗/耐性种群; Tc-NI: 螟黄赤眼蜂烯啶虫胺抗/耐性种群, 图 6-图 8 同。

A. Expression levels of CYP4AA1 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; B. Expression levels of CYP4AB6 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; C. Expression levels of CYP4C1 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; D. Expression levels of CYP4G43 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*. SS: Susceptible population of *T. chilonis*; Tc-IM: Imidacloprid resistant/tolerant population of *T. chilonis*; Tc-TH: Thiamethoxam resistant/tolerant population of *T. chilonis*; Tc-BU: Buprofezin resistant/tolerant population of *T. chilonis*; Tc-NI: Nitenpyram resistant/tolerant population of *T. chilonis*, the same for Fig.6-Fig.8.

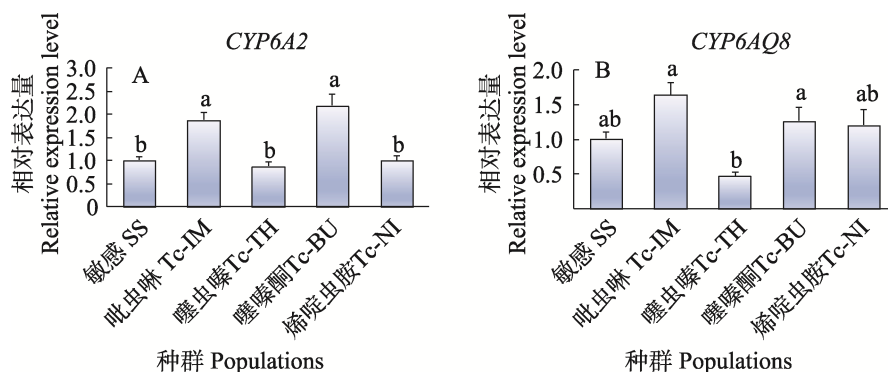


图6 螟黄赤眼蜂 CYP6 家族基因表达量分析

Fig. 6 Relative expression level of CYP6 gene family from *Trichogramma chilonis*

A. CYP6A2 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析;

B. CYP6AQ8 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。

A. Expression levels of CYP6A2 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*;

B. Expression levels of CYP6AQ8 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*.

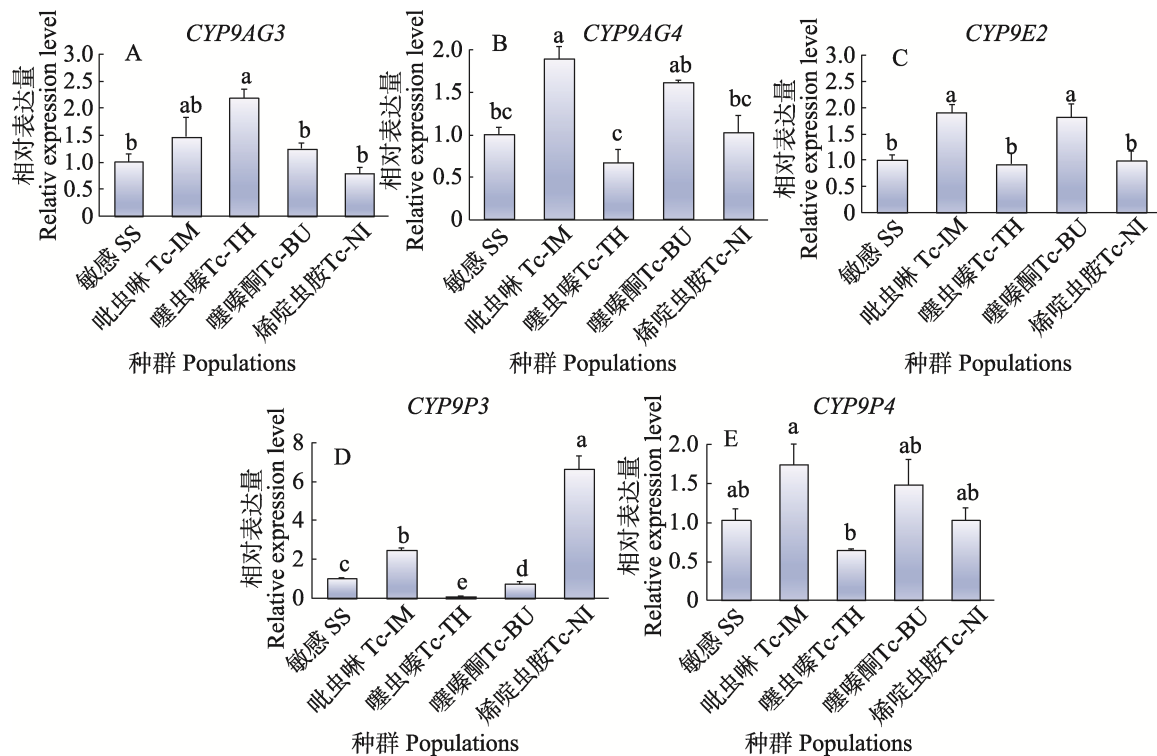


图 7 螟黄赤眼蜂 CYP9 家族基因表达量分析

Fig. 7 Relative expression level of CYP9 gene family from *Trichogramma chilonis*

A. CYP9AG3 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; B. CYP9AG4 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; C. CYP9E2 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; D. CYP9P3 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; E. CYP9P4 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。
 A. Expression levels of CYP9AG3 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; B. Expression levels of CYP9AG4 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; C. Expression levels of CYP9E2 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; D. Expression levels of CYP9P3 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; E. Expression levels of CYP9P4 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*.

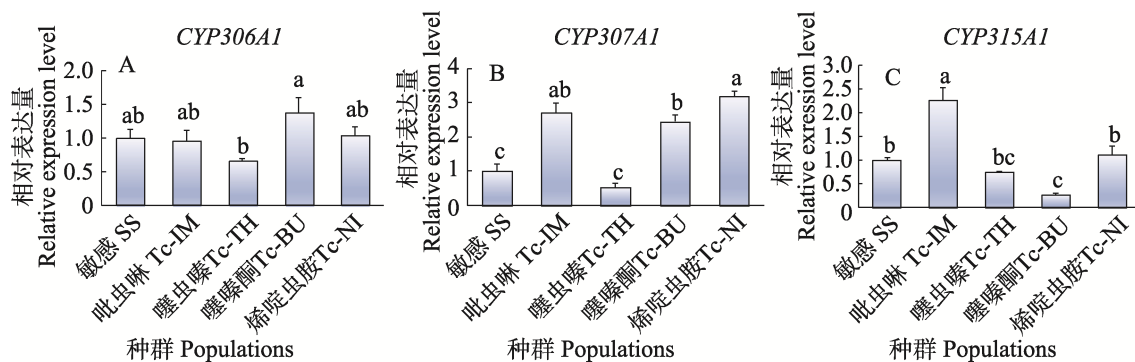


图 8 螟黄赤眼蜂 Mito 和 CYP2 家族基因表达量分析

Fig. 8 Relative expression level of Mito and CYP2 gene family from *Trichogramma chilonis*

A. CYP306A1 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; B. CYP307A1 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析; C. CYP315A1 在螟黄赤眼蜂敏感和抗/耐性种群中的表达量分析。
 A. Expression levels of CYP306A1 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; B. Expression levels of CYP307A1 in susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*; C. Expression levels of CYP315A1 in the susceptible and resistant/tolerant populations of *T. chilonis*.

媛等, 2016)。因此, 筛选抗/耐药性强的赤眼蜂种群并明确其抗/耐药性机制是迫切解决的关键问题, 对提高田间释放赤眼蜂的防控效率及充分保护与利用天敌具有重要意义。

本研究涉及的杀虫剂吡虫啉属于第一代烟碱类药剂, 噻虫嗪和烯啶虫胺属于新一代烟碱类药剂, 它们均可选择性抑制昆虫神经系统烟碱型乙酰胆碱受体, 阻断昆虫中枢神经系统的正常传导, 造成害虫出现麻痹而死亡; 噻嗪酮属于昆虫生长调节剂类杀虫剂, 主要通过抑制昆虫几丁质合成酶的活性阻挡几丁质合成, 进而干扰昆虫的正常生长发育, 引起害虫死亡。相关研究表明昆虫对杀虫剂耐药性或抗药性的形成与发展均与 P450 基因过表达相关 (Teng *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2017, 2018, 2024; Yan *et al.*, 2017; Tan *et al.*, 2018; Zhu *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2024)。Komagata 等 (2010) 研究发现致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 拟除虫菊酯抗性品系中 *CYP4H34*、*CYP6Z10* 和 *CYP9M10* 基因表达量显著上调。Zhang 等 (2012) 和 Ding 等 (2013) 分别报道了灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 对噻嗪酮抗性种群中 *CYP6CW1* 基因、褐飞虱对吡虫啉抗性种群中 *CYP6AY1* 基因表达量相对于敏感种群显著提高。王学贵等 (2015) 和 Wang 等 (2016) 报道氯虫苯甲酰胺可诱导甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* P450 基因 *CYP9A9*、*CYP4G37* 和 *CYP6B* 的表达, 并且这种诱导作用呈现出明显的时间效应和剂量效应。本研究结果显示, 螟黄赤眼蜂的吡虫啉抗性种群 *CYP4AA1*、*CYP6A2*、*CYP9AG4*、*CYP9E2*、*CYP9P3*、*CYP9P4*、*CYP307A1* 和 *CYP315A1* 基因相对表达量显著上调, 可能参与螟黄赤眼蜂对吡虫啉抗性的形成。稻螟赤眼蜂噻虫嗪抗性种群 *CYP4C1* 和 *CYP4G15* 的表达量显著高于敏感种群, 螟黄赤眼蜂噻虫嗪抗性种群 *CYP4AA1* 和 *CYP9AG3* 基因相对表达量显著上调, 可能参与两种赤眼蜂对噻虫嗪抗/耐药性的形成。稻螟赤眼蜂烯啶虫胺抗性种群的 CYP4 家族 (*CYP4C1* 和 *CYP4G15*)、CYP3 家族 (*CYP6A14* 和 *CYP6K1*) 和线粒体 CYP 家族 (*CYP302A1*) 的表达量显著高于敏感种群, 因此, 稻螟赤眼蜂

的这 5 个 P450 基因可能与烯啶虫胺的抗性形成相关。螟黄赤眼蜂烯啶虫胺抗性种群 *CYP9P3*、*CYP307A1* 和 *CYP4G43* 基因相对表达量显著高于敏感种群, 可能这些 P450 基因参与了螟黄赤眼蜂对烯啶虫胺抗性的形成。此外, *CYP9P3*、*CYP302A1* 和 *CYP307A1* 在吡虫啉和烯啶虫胺抗性种群中表达显著提高; *CYP4C1* 和 *CYP4G15* 在噻虫嗪和烯啶虫胺抗性种群中显著表达; *CYP4AA1*、*CYP6A2* 和 *CYP9E2* 在吡虫啉和噻嗪酮抗/耐药性种群中表达显著提高, 推测这些 P450 基因可能参与了相关药剂交互抗性的形成。稻螟赤眼蜂的噻嗪酮耐药种群 *CYP4C1*、*CYP6A2* 和 *CYP9E2*, 螟黄赤眼蜂噻嗪酮耐药种群 *CYP4AA1*、*CYP6A2*、*CYP9E2*、*CYP9P3*、*CYP306A1* 和 *CYP307A1* 基因相对表达量显著上调, 这与 Ali (2019) 研究白背飞虱 *Sogatella furcifera* 噻嗪酮抗性品系 P450 基因结果相似, 表明稻螟赤眼蜂 CYP4 家族和 CYP3 家族基因与噻嗪酮的抗药性有关。

综上所述, 本文研究结果初步证实 CYP3 家族和 CYP4 家族的相关 P450 基因主要参与了稻螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂对吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮和烯啶虫胺的解毒代谢及抗/耐药性的形成。室内筛选出抗/耐药性强的赤眼蜂种群明确其机制, 将释放抗/耐药性强的赤眼蜂种群与化学农药的应急防控相结合, 对提高赤眼蜂在农田生态环境的自然控制能力具有重要价值。

参考文献 (References)

- Ali E, 2019. Study on buprofenzin resistance and its metabolic mechanism in *Sogatella furcifera* (Horvath). Doctor dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [Ali Ehsan, 2019. 白背飞虱对噻嗪酮的抗性及其代谢机理研究. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Cheng Y, Han HH, Yu HC, Wang C, Yang X, Wang KQ, Zhang WL, Zhao KJ, 2016. Using sex pheromones in combination with *Trichogramma* spp. and a chemical insecticide to control the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella* (Mats.) Obraztsov. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 752–758. [程媛, 韩岚岚, 于洪春, 王红, 杨啸, 王克勤, 张文霖, 赵奎军, 2016. 性诱剂、赤眼蜂和化学药剂协同防治大豆食心虫的研究. 应用昆虫学报, 53(4): 752–758.]

- Dong BC, Li XG, Gao DY, Zhang FM, 2001. Research on the control of rice stem borer by *Trichogramma chilonis*. *Plant Protection*, 27(4): 45–46. [董本春, 李晓光, 高德宇, 张福满, 2001. 螟黄赤眼蜂防治水稻二化螟的研究. 植物保护, 27(4): 45–46.]
- Ding ZP, Wen YC, Yang BJ, Zhang YX, Liu SH, Liu ZW, Han ZJ, 2013. Biochemical mechanisms of imidacloprid resistance in *Nilaparvata lugens*: Over-expression of cytochrome P450 CYP6AY1. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(11): 1021–1027.
- Feyereisen R, 2012. Insect CYP genes and P450 enzymes. *Insect Molecular Biology and Biochemistry*, INRA Sophia Antipolis, France. 236–316.
- Gao XW, Liang P, 2022. Insect Toxicology. Beijing: China Agricultural University Press. 111–138. [高希武, 梁沛, 2022. 昆虫毒理学. 北京: 中国农业大学出版社. 111–138.]
- Komagata O, Kasai S, Tomita T, 2010. Overexpression of cytochrome P450 genes in pyrethroid-resistant *Culex quinquefasciatus*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40: 146–152.
- Li GY, 2017. Sublethal effects of thiamethoxma and clothianidin on *Thichogramma ostrinae* (Hymenoptera: Thichogramma). Master dissertation. Nanning: Guangxi University. [李光耀, 2017. 噻虫嗪、噻虫胺对玉米螟赤眼蜂亚致死效应的研究. 硕士学位论文. 南宁: 广西大学.]
- Li WL, Yang W, Shi Y, Yang XY, Liu SQ, Liao XL, Shi L, 2024. Comprehensive analysis of the overexpressed cytochrome P450-based insecticide resistance mechanism in *Spodoptera litura*. *Journal of Hazardous Materials*, 461: 132605.
- Li ZX, Li L, He YP, 2021. Toxicity and safety evaluation of four new insecticides on *Trichogramma chilonis*. *Journal of Tropical Biology*, 12(1): 83–87. [李增鑫, 李亮, 何月平, 2021. 11 种杀虫剂对螟黄赤眼蜂的急性毒性和安全性评价. 热带生物学报, 12(1): 83–87.]
- Pfaffl MW, Tichopad A, Prgomet C, Neuvians TP, 2004. Determination of stable housekeeping genes, differentially regulated target genes and sample integrity: BestKeeper: Excel-based tool using pair-wise correlations. *Biotechnology Letters*, 26(6): 509–515.
- Tan CW, Peiffer M, Hoover K, Rosa C, Acevedo FE, Felton GW, 2018. Symbiotic polydnavirus of a parasite manipulates caterpillar and plant immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(20): 5199–5204.
- Teng ZW, Xu G, Gan SY, Chen X, Fang Q, Ye GY, 2016. Effects of the endoparasitoid *Cotesia chilonis* (Hymenoptera: Braconidae) parasitism, venom, and calyx fluid on cellular and humoral immunity of its host *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) larvae. *Journal of Insect Physiology*, 85: 46–56.
- Tian JC, Wang ZC, Wang GR, Zheng XS, Lü ZX, 2017. Foraging and parasitism ability of *Trichogramma japonicum* exposed to pesticides at pupal stage. *Journal of Plant Protection*, 44(6): 1004–1010. [田俊策, 王子辰, 王国荣, 郑许松, 吕仲贤, 2017. 稻螟赤眼蜂蛹期接触农药对其成蜂搜寻和寄生能力的影响. 植物保护学报, 44(6): 1004–1010.]
- Wang F, Fang Q, Wang BB, Yan ZC, Hong J, Bao YM, Kuhn JH, Werren JH, Song QS, Ye GY, 2017. A novel negative-stranded RNA virus mediates sex ratio in its parasitoid host. *PLoS Pathogens*, 13(3): e1006201.
- Wang Q, 2017. Screening and functional study of cytochrome P450 genes associated with resistance to imidacloprid in *Bemisia tabaci*. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [王强, 2017. 新疆烟粉虱吡虫啉抗性相关 P450 基因的筛选及其功能研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Wang S, Liu C, Qiao ST, Guo FR, Xie Y, Sun H, Liu Y, Zhao SQ, Zhou LQ, He LF, Yang FX, Wu SF, Bass C, Gao CF, 2024. The evolution and mechanisms of multiple-insecticide resistance in rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(47): 26475–26490.
- Wang XG, Yu HL, Liang P, Shi XY, Song DL, Gao XW, 2015. Chlorantraniliprole induces up-regulated expression of cytochrome P450 genes in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(3): 281–287. [王学贵, 余慧灵, 梁沛, 史雪岩, 宋敦伦, 高希武. 氯虫苯甲酰胺诱导甜菜夜蛾细胞色素 P450 基因上调表达. 昆虫学报, 58(3): 281–287.]
- Wang XG, Gao XW, Liang P, Shi XY, Song DL, 2016. Induction of cytochrome P450 activity by the interaction of chlorantraniliprole and sinigrin in the *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 45(2): 500–507.
- Wang ZC, Tian JC, Wang GR, Zheng XS, Zang LS, Zhang DY, Lü ZX, 2016. Safety assessment of pesticides targeted at non-lepidopteran rice pests to *Trichogramma japonicum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 32(1): 19–24. [王子辰, 田俊策, 王国荣, 郑许松, 臧连生, 张大羽, 吕仲贤, 2016. 稻田非鳞翅目害虫靶标农药对稻螟赤眼蜂的安全性评价. 中国生物防治学报, 32(1): 19–24.]
- Wang ZZ, Ye XQ, Shi M, Li F, Wang ZH, Zhou YN, Gu QJ, Wu XT, Yin CL, Guo DH, Hu RM, Hu NN, Chen T, Zheng BY, Zou JN,

- Zhan LQ, Wei SJ, Wang YP, Huang JH, Fang XD, Strand MR, Chen XX, 2018. Parasitic insect-derived miRNAs modulate host development. *Nature Communications*, 9(1): 2205.
- Xie LC, Jin LH, Lu YH, Xu HX, Zang LS, Tian JC, Lu ZX, 2022. Resistance of lepidopteran egg parasitoids, *Trichogramma japonicum* and *Trichogramma chilonis*, to insecticides used for control of rice planthoppers. *Journal of Economic Entomology*, 115(2): 446–454.
- Xu CJ, Li CY, Kong AT, 2005. Induction of phase I, II and III drug metabolism/transport by xenobiotics. *Archives of Pharmacal Research*, 28(3): 249–268.
- Xu L, Zhao J, Sun Y, Xu DJ, Xu GC, Xu XL, Zhang YL, Huang SJ, Han ZJ, Gu ZY, 2019. Constitutive overexpression of cytochrome P450 monooxygenase genes contributes to chlorantraniliprole resistance in *Chilo suppressalis* (Walker). *Pest Management Science*, 75(3): 718–725.
- Xu L, Zhao J, Xu DJ, Xu GC, Peng YC, Zhang YN, 2024. New insights into chlorantraniliprole metabolic resistance mechanisms mediated by the striped rice borer cytochrome P450 monooxygenases: A case study of metabolic differences. *Science of the Total Environment*, 912: 169229.
- Yang YX, 2017. The roles of cytochrome P450 monooxygenases in resistance to imidacloprid in *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera*. Doctor dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [杨媛雪, 2017. 细胞色素 P450 在褐飞虱和白背飞虱对吡虫啉抗性中的作用. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Yan ZC, Fang Q, Liu Y, Xiao S, Yang L, Wang F, An CJ, Werren JH, Ye GY, 2017. A venom serpin splicing isoform of the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* suppresses host prophenoloxidase cascade by forming complexes with host hemolymph proteinases. *Journal of Biological Chemistry*, 292(3): 1038–1051.
- Yin CL, Ye XH, Chen MY, Mei Y, Xiao HM, Li F, 2019. Evolution analysis of cytochrome P450 gene family in parasitoid wasps. *Chinese Journal of Biological Control*, 35(3): 335–342. [尹传林, 叶昕海, 陈梦瑶, 梅洋, 肖花美, 李飞, 2019. 寄生蜂细胞色素 P450 基因家族进化分析. 中国生物防治学报, 35(3): 335–342.]
- Zhang JJ, Du WM, Ruan CC, Zang LS, Peng HJ, Sun GZ, 2012. Effect of different artificial diets on growth, development and fecundity of *Corcyra cephalonica*. *Journal of Jilin Agricultural University*, 34(6): 603–606. [张俊杰, 杜文梅, 阮长春, 臧连生, 彭海娇, 孙光芝, 2012. 不同饲料配方对米蛾生长发育及繁殖的影响. 吉林农业大学学报, 34(6): 603–606.]
- Zhang JJ, Du WM, Zang LS, Jin XF, Ruan CC, Shao XW, 2014. Toxicity of chlorantraniliprole on two egg parasitoids *Trichogramma chilonis* and *T. ostrinae*, and its impacts on their parasitism. *Agrochemicals*, 53(8): 579–583. [张俊杰, 杜文梅, 臧连生, 金雪菲, 阮长春, 邵玺文, 2014. 氯虫苯甲酰胺对螟黄赤眼蜂和玉米螟赤眼蜂的毒力作用及寄生能力的影响. 农药, 53(8): 579–583.]
- Zhang WW, Dong Y, Zhang CQ, Zhu GN, Liu YH, 2019. Effects of common insecticides on *Trichogramma chilonis* in paddy fields. *Journal of Tropical Biology*, 10(3): 283–287. [张唯伟, 董怡, 张传清, 朱国念, 刘亚慧, 2019. 稻田常用农药对螟黄赤眼蜂的影响. 热带生物学报, 10(3): 283–287.]
- Zhang XL, 2016. Resistance and mechanism of nitenpyram in *Nilaparvata lugens*. Doctor dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [张小磊, 2016. 褐飞虱对烯啶虫胺的抗性及其机理研究. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Zhang YL, Guo HF, Yang Q, Li S, Wang LH, Zhang GF, Fang JC, 2012. Overexpression of a P450 gene (*CYP6CW1*) in buprofezin resistant *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Pesticides Biochemistry and Physiology*, 104(3): 277–282.
- Zhu F, Cusumano A, Bloem J, Weldegergis BT, Villela A, Fatouros NE, van Loon JJA, Dicke M, Harvey JA, Vogel H, Poelman EH, 2018. Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(20): 5205–5210.
- Zhu F, Moural TW, Shah K, Palli SR, 2013. Integrated analysis of cytochrome P450 gene superfamily in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *BMC Genomics*, 14: 174.
- Zhu WY, Fan R, Mei WH, Zhang Y, Wang J, 2024. Effects of sublethal dosage of chlorantraniliprole on function of parasitism and detoxifying enzymes activity in *Trichogramma chilonis* Ishii. *Journal of Environmental Entomology*, 46(5): 1233–1238. [朱文雅, 范睿, 梅文浩, 张烨, 王娟, 2024. 氯虫苯甲酰胺亚致死剂量对螟黄赤眼蜂寄生功能及主要解毒酶活性的影响. 环境昆虫学报, 46(5): 1233–1238.]