植物保护学报 Journal of Plant Protection，2020，47(6)：1188-1201 DOI：10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020803

主要农业害虫对茚虫威的抗性现状及其治理策略

吕楠楠 梁 沛 高希武*

（中国农业大学昆虫学系，北京 100193）

摘要：茚虫威属于噁二嗪类杀虫剂，与大多数杀虫剂不同的是其进入害虫体内需要经活化代谢转变成*N*-去甲氧羰基代谢物（decarbomethoxylated metabolite，DCJW）后不可逆地阻断钠通道，进而发挥杀虫活性。茚虫威由于其作用机制不同于常见的使钠离子通道延迟关闭的菊酯类药剂而被广泛用于鳞翅目和一些同翅目、鞘翅目害虫的防治。抗药性是任何杀虫药剂使用后面临的问题，茚虫威也不例外，许多害虫对其产生了不同程度的抗性。昆虫对茚虫威产生抗性的机制包括酯酶活性、谷胱甘肽 *S*-转移酶（glutathione *S*-transferase，GST）和 P450 活性的增加以及分子靶标 F1845Y、V1848I、L1014P 的突变，这些对茚虫威抗性机制的研究基本都是基于抗性种群和敏感种群开展的，需要进一步验证其对抗性研究的贡献度。针对我国田间害虫种群对茚虫威的抗性现状，及时实施对茚虫威有效的抗性治理是迫切的。对于茚虫威的抗性治理除了传统的杀虫药剂轮用、混用外，需要利用其作用机制特点开展抗性治理策略研究。一是充分利用其活化代谢的特点，开展组合药剂的研究应用；二是菊酯类药剂和茚虫威的作用机制均与钠离子通道有关，但是前者是使钠离子通道关闭延迟，而后者是阻断钠离子通道，开展相关基础研究，使菊酯类药剂与茚虫威合理地用于抗性治理中。本文综述了茚虫威的抗性现状、抗性机制与交互抗性、茚虫威的抗性风险评价，针对茚虫威的抗性特点提出了抗性治理策略。

关键词：茚虫威；活化代谢；抗性现状；抗性机制；交互抗性；抗性风险；抗性治理策略

Status of the resistance of agricultural insect pests to indoxacarb and management strategy

LÜ Nannan LIANG Pei GAO Xiwu*

（Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China）

Abstract: Indoxacarb is an oxadiazine insecticide, which is bioactivated by insect esterase/amidase enzymes to a decarbomethoxylated metabolite (DCJW) in insect pests. The bioactivated DCJW metabolite can irreversibly block sodium channels to exert insecticidal activity. Indoxacarb is widely used in the control of lepidopteran, some homopteran and coleopteran pests, because its action mechanism is different from that of common pyrethroid insecticides. The development of insect resistance is inevitable along with the application of insecticides. Some insect pests have developed various degrees of resistance to indoxacarb. The indoxacarb resistance was found to be related to the increased activity of esterase, glutathione *S*-transferase (GST) and P450, and the mutation of the molecular targets F1845Y, V1848I and L1014P in the above insect pests. These resistance mechanisms were uncovered mainly based on the comparison between resistant and susceptible populations; however, further work is needed to verify their contribution to the indoxacarb resistance in various insect pests. The effective management strategy requires to be developed in view of the current status of the resistance of insect pests to

基金项目：国家大麦青稞产业技术体系（CARS-05-03A-02）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：gaoxiwu@263.net.cn

收稿日期：2020-07-05

indoxacarb in China. In addition to the traditional rotation and application of mixed insecticides, it is useful to develop new resistance management strategies based on its activation modes. Moreover, the action mechanism of pyrethroid insecticides and indoxacarb are all related to the sodium ion channels: pyrethroids delay the closure of sodium ion channels, while indoxacarb blocks sodium ion channels. Therefore, the related basic researches should be carried out for reasonable application of pyrethroids and indoxacarb to the resistance management. This article reviews the current resistance status of indoxacarb, resistance mechanisms and cross-resistance, as well as the resistance risk of indoxacarb, and some suggestions for resistance management strategy based on the characteristics of indoxacarb resistance were proposed.

Key words: indoxacarb; activation metabolisme; resistance status; resistance mechanism; cross resistance; resistance risk; resistance management strategy

茚虫威是由美国杜邦公司开发的噁二嗪类新型高效杀虫剂，作为一种新型钠离子通道阻断剂，其对鳞翅目和部分同翅目及鞘翅目害虫均具有良好的杀虫活性（Wing et al.，2000）。由于其对鳞翅目害虫表现出较强的田间活性，成为当时替代有机磷和拟除虫菊酯类杀虫剂的理想药剂（王建军和董红刚，2009）。茚虫威在我国登记用于许多害虫防治，主要用于防治小菜蛾 *Plutella xylostella*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 和菜青虫 *Pieris rapae* 等十字花科蔬菜害虫，为害棉花的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 以及为害水稻的稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*；同时作为卫生杀虫剂登记用于防治蜚蠊 *Blattodea* spp. 和红火蚁 *Solenopsis invicta* 等。

茚虫威作为钠通道阻断剂型杀虫剂，可阻断昆虫中枢和外周神经系统的神经元动作电位（Caballero et al.，2019）。通过研究鳞翅目幼虫对茚虫威的代谢，证明茚虫威经口被摄入后可由酯酶或酰胺酶的催化迅速活化代谢为 *N*-去甲氧羰基代谢物（decarbomethoxylated metabolite，DCJW）（Wing et al.，1998）（图1）。DCJW是一种钠离子通道抑制剂，可使神经细胞传导受阻，进而导致害虫死亡（Wing et al.，2000）。神经生理学研究表明，茚虫威在昆虫体内代谢为DCJW，不可逆阻断钠通道，导致靶标昆虫运动失调，停止取食，麻痹并死亡（Tsurubuchi & Kono，2003；Silver & Soderlund，2005）。在昆虫中，氰氟虫腙同样作为钠离子通道阻断剂发挥作用（von Stein et al.，2013），其作用机制与茚虫威相同，造成昆虫痉挛，运动失调，停止取食并死亡（Salgado & Hayashi，2007）。相比之下，菊酯类杀虫剂也作用于轴突膜钠通道，在神经系统轴状突传导时发挥其杀虫活性，导致钠离子通道闸门延迟关闭，从而引起动作电位重复后放进而引起昆虫过度兴奋，最终导致死亡（Casida & Durkin，2013）。本文综述了害虫对茚虫威的抗性现状、抗性机制与交互抗性以及抗性风险评价，并提出了茚虫威的抗性治理策略。

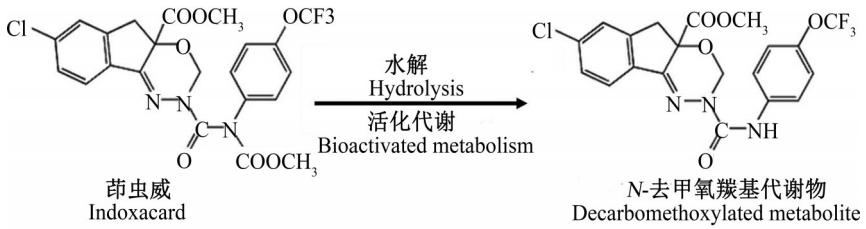


图1 茚虫威在昆虫体内被酯酶/酰胺酶水解后生成活化代谢产物 *N*-去甲氧羰基代谢物

Fig. 1 Bioactivation of indoxacarb by esterase/amidase enzymes to a decarbomethoxylated metabolite in insect pests

1 主要农业害虫茚虫威的抗性现状

1.1 小菜蛾对茚虫威的抗性现状

我国许多地区小菜蛾田间种群已经对茚虫威产生了中等到高等水平的抗性（表1），我国小菜蛾对茚虫威的抗性分布如图2-A~C所示。早在2008年毕道芬（2010）就监测到我国湖南省岳阳市小菜蛾对茚虫威产生了中等水平抗性，国外小菜蛾对茚虫威产生抗性的报道与我国基本是同步的，2009年在西班牙田间也监测到了小菜蛾种群对茚虫威抗性处于中等水平（Santos et al.，2011）。2012年我国小菜蛾

对茚虫威的抗性仍维持在中等水平(夏耀民等,2013),2014年抗药性监测结果显示湖南省小菜蛾种群对茚虫威抗性处于中等至高水平抗性(朱航,2015),2008年河南省洛阳市、湖北省武穴市和湖北省宜昌市的小菜蛾种群对茚虫威抗性仍处于低水平。与2008年相比,2009年小菜蛾的抗性水平没有明显变化(毕道芬,2010),而分别在2011年和2012年监测到湖北省武穴市和河南省洛阳市小菜蛾种群对茚虫威的抗性均发展为中等水平(Xia et al.,2014)。2010年监测到云南省通海县小菜蛾种群对茚虫威表现出57倍的抗性(尹艳琼等,2011)。2011年对浙江省7个地区的田间小菜蛾种群对茚虫威的抗性进行监测,结果表明对其茚虫威的抗性处于低至中等水平,其中浙江省金华市小菜蛾种群对茚虫威的抗性倍数达到69倍(章金明等,2012)。Wang et al.(2016)在2012—2014年对广东、海南和安徽省小菜蛾种群进行茚虫威的抗性监测,结果表明2012年广东省白云区小菜蛾种群对茚虫威已经达到了750倍的高水平抗性,2014年广东省惠州市、安徽省合肥市和海南省三亚市小菜蛾种群对茚虫威的抗性均发展为高等水平,而广东省增城区小菜蛾种群对茚虫威的抗性仍为中等抗性水平。2012年江西省南昌市和江西省信丰县小菜蛾种群对茚虫威抗性表现为中等水平,而江西省武宁县小菜蛾种群在2012—2013年对茚虫威的抗性从敏感发展为低等抗性水平(陈琼等,2015)。殷劭鑫(2014)在2012—2013年对陕西省杨凌市和渭南市小菜蛾种群进行茚虫威的抗性监测,发现这2个地区的小菜蛾种群处于敏感和低等抗性水平。综合文献分析表明,小菜蛾对茚虫威已经产生了不同程度的抗性,尤其我国湖南省和广东省部分地区小菜蛾种群对茚虫威发展为高水平抗性。

表1 主要农业害虫对茚虫威的抗性现状

Table 1 Resistance status of the major agricultural pests to indoxacarb

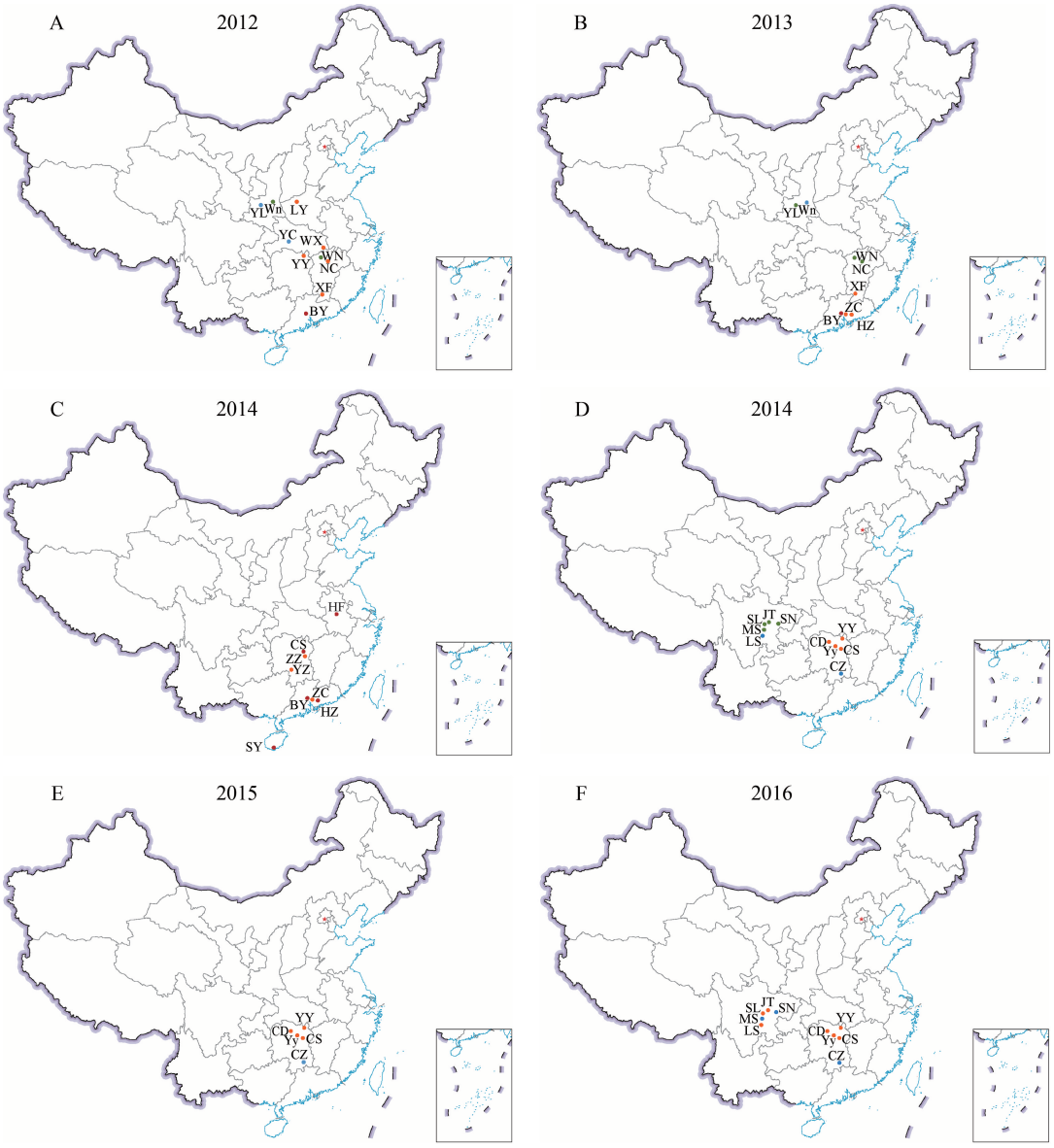
种 Species	地点 Location	抗性倍数 Resistance ratio	抗性水平 Resistance level	时间 Time	参考文献 Reference
小菜蛾 *Plutella xylostella*	湖南省岳阳市 Yueyang City, Hunan Province	10	中等Moderate	2008	–
		12	中等Moderate	2009	毕道芬(2010) Bi(2010)
		26	中等Moderate	2012	夏耀民等(2013) Xia et al.(2013)
	湖南省永州、株洲、长沙市 Yongzhou, Zhuzhou, Changsha cities, Hunan Province	71–110	中等–高Moderate–high	2014	朱航(2015) Zhu(2015)
	河南省洛阳市 Luoyang City, Henan Province	10	低Low	2008	–
		3	敏感Sensitive	2009	毕道芬(2010) Bi(2010)
		10	低Low	2010	–
		8	低Low	2011	–
		24	中等Moderate	2012	Xia et al.(2014)
	湖北省武穴市 Wuxue City, Hubei Province	9	低Low	2008	–
		8	低Low	2009	毕道芬(2010) Bi(2010)
		9	低Low	2010	–
		16	中等Moderate	2011	–
		20	中等Moderate	2012	Xia et al.(2014)
	湖北省宜昌市 Yichang City, Hubei Province	10	低Low	2008	–
		7	低Low	2009	毕道芬(2010) Bi(2010)
		6	低Low	2010	–
		6	低Low	2011	–
		10	低Low	2012	Xia et al.(2014)
	云南省通海市 Tonghai City, Yunnan Province	58	中等Moderate	2010	尹艳琼等(2011) Yin et al.(2011)
	浙江省上虞市、三门县、杭州市、丽水市、常山县、慈溪市、金华市 Shangyu City, Sanmen County, Hangzhou City, Lishui City, Changshan County, Cixi City, Jinhua City, Zhejiang Province	6–69	低–中等Low–moderate	2011	章金明等(2012) Zhang et al.(2012)

续表 1 Continued

种 Species	地点 Location	抗性倍数 Resistance ratio	抗性水平 Resistance level	时间 Time	参考文献 Reference
	广东省白云市 Baiyun City，Guangdong Province	750	高 High	2012	–
		250	高 High	2013	–
		870	高 High	2014	–
	广东省惠州市 Huizhou City，Guangdong Province	48	中等 Moderate	2013	–
		350	高 High	2014	–
	广东省增城区 Zengcheng District，Guangdong Province	56	中等 Moderate	2013	–
		34	中等 Moderate	2014	–
	安徽省合肥市 Hefei City，Anhui Province	128	高 High	2014	–
	海南省三亚市 Snya City，Hainan Province	850	高 High	2014	Wang et al.（2016）
	江西省武宁市 Wuning City，Jiangsu Province	2	敏感 Sensitive	2012	–
		7	低 Low	2013	–
	江西省南昌市 Nanchang，Jiangxi Province	12	中等 Moderate	2012	–
		8	低 Low	2013	–
	江西省信丰市 Xinfeng City，Jiangxi Province	16	中等 Moderate	2012	–
		12	中等 Moderate	2013	陈琼等（2015） Chen et al.（2015）
	陕西省渭南市 Weinan City，Shaanxi Province	4	敏感 Sensitive	2012	–
		5	低 Low	2013	–
	陕西省杨凌区 Yangling District，Shaanxi Province	6	低 Low	2012	–
		4	敏感 Sensitive	2013	殷劭鑫（2014） Yin et al.（2014）
甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	湖北省荆州市、襄樊市、宜昌市、武汉市 Jingzhou，Xiangfan，Yichang，Wuhan cities，Hubei Province	2–91	敏感–中等 Sensitive–high	2006	司升云等（2009） Si et al.（2009）
	山东省章丘市 Zhangqiu City，Shandong Province	10	低 Low	2009	王伟（2011） Wang（2011）
	广东省惠州市 Huizhou City，Guangdong Province	16	中等 Moderate	2011	–
		4	低 Low	2012	Su & Sun（2014）
斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	湖南省长沙市 Changsha City，Hunan Province	13	中等 Moderate	2010	–
		17	中等 Moderate	2012	Tong et al.（2013）
		40	中等 Moderate	2014	–
		15	中等 Moderate	2015	–
		14	中等 Moderate	2016	刘佳等（2016） Liu et al.（2016）
	湖南省益阳市 Yiyang City，Hunan Province	14	中等 Moderate	2010	–
		8	低 Low	2012	Tong et al.（2013）
		32	中等 Moderate	2014	–
		30	中等 Moderate	2015	–
		16	中等 Moderate	2016	刘佳等（2016） Liu et al.（2016）
	湖南省常德市 Changde City，Hunan Province	21	中等 Moderate	2010	–
		16	中等 Moderate	2012	Tong et al.（2013）
		43	中等 Moderate	2014	–
		38	中等 Moderate	2015	–
		34	中等 Moderate	2016	刘佳等（2016） Liu et al.（2016）

续表 1 Continued

种 Species	地点 Location	抗性倍数 Resistance ratio	抗性水平 Resistance level	时间 Time	参考文献 Reference
	湖南省岳阳市 Yueyang City, Hunan Province	22	中等 Moderate	2010	–
		14	中等 Moderate	2011	–
		22	中等 Moderate	2012	Tong et al.(2013)
		14	中等 Moderate	2014	–
		53	中等 Moderate	2015	–
		29	中等 Moderate	2016	刘佳等(2016) Liu et al.(2016)
	湖南省郴州市 Chenzhou City, Hunan Province	9	低 Low	2014	–
		6	低 Low	2015	–
		7	低 Low	2016	刘佳等(2016) Liu et al.(2016)
	浙江省三门县、萧山区 Sanmen County, Xiaoshan District, Zhejiang Province	43–86	中等 Moderate	2012	章金明等(2014) Zhang et al.(2014)
	海南省海口市 Haikou City, Hainan Province	73	中等 Moderate	2013	潘飞等(2014) Pan et al.(2014)
	四川省眉山市 Meishan City, Sichuan Province	2	敏感 Sensitive	2014	–
		8	低 Low	2016	–
	四川省遂宁市 Suining City, Sichuan Province	2	敏感 Sensitive	2014	–
		8	低 Low	2016	–
	四川省双流区 Shuangliu District, Sichuan Province	3	敏感 Sensitive	2014	–
		11	中等 Moderate	2016	–
	四川省金堂县 Jintang County, Sichuan Province	5	敏感 Sensitive	2014	–
		20	中等 Moderate	2016	–
	四川省乐山市 Leshan City, Sichuan Province	6	低 Low	2014	–
		31	中等 Moderate	2016	Wang et al.(2018)
	巴基斯坦 Pakistan	4–95	敏感–中等 Sensitive–moderate	2005	–
		4–33	敏感–中等 Sensitive-moderate	2006	Ahmad et al.(2008)
		6–30	低–中等 Low–moderate	2009	–
		8–39	低–中等 Low–moderate	2010	–
		14–87	中等 Moderate	2011	Saleem et al.(2016)
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	河北省邯郸市 Handan City, Hebei Province	15	中等 Moderate	2015	–
	山东省沂水市 Yishui City, Shandong Province	8	低 Low	2016	王芹芹等(2017) Wang et al.(2017)
	巴基斯坦 Pakistan	1	敏感 Sensitive	2000	–
		34	中等 Moderate	2003	–
		26	中等 Moderate	2004	–
		21	中等 Moderate	2005	–
		17	中等 Moderate	2006	–
		1	中等 Moderate	2007	–
		16	中等 Moderate	2008	–
		12	中等 Moderate	2009	–
		11	中等 Moderate	2010	–
		8	低 Low	2011	–
		5	低 Low	2012	–
		4	敏感 Sensitive	2013	–
		2	敏感 Sensitive	2014	–
		1	敏感 Sensitive	2015	–
		1	敏感 Sensitive	2016	Ahmad et al.(2003)



审图号 GS（2020）7030号　• 敏感 Sensitive　• 低抗 Low resistance　• 中抗 Moderate resistance　• 高抗 High resistance

HF：安徽省合肥市；BY：广东省白云市；HZ：广东省惠州市；ZC：广东省增城市；SY：海南省三亚市；LY：河南省洛阳市；WX：湖北省武穴市；YC：湖北省宜昌市；CD：湖南省常德市；CZ：湖南省郴州市；Yy：湖南省益阳市；YZ：湖南省永州市；YY：湖南省岳阳市；CS：湖南省长沙市；ZZ：湖南省株洲市；NC：江西省南昌市；WN：江西省武宁市；XF：江西省信丰市；Wn：陕西省渭南市；YL：陕西省杨凌区；JT：四川省金堂县；LS：四川省乐山市；MS：四川省眉山市；SL：四川省双流市；SN：四川省遂宁市。HF：Hefei City，Anhui Province；BY：Baiyun City，Guangdong Province；HZ：Huizhou City，Guangdong Province；ZC：Zengcheng City，Guangdong Province；SY：Sanya City，Hainan Province；LY：Luoyang City，Henan Province；WX：Wuxue City，Hubei Province；YC：Yichang City，Hubei Province；CD：Changde City，Hunan Province；CZ：Chenzhou City，Huann Province；Yy：Yiyang City，Hunan Province；YZ：Yongzhou City，Hunan Province；YY：Yueyang City，Hunan Province；CS：Changsha City，Hunan Province；ZZ：Zhuzhou City，Hunan Province；NC：Nanchang City，Jiangxi Province；WN：Wuning City，Jiangxi Province；XF：Xinfeng City，Jiangxi Province；Wn：Weinan City，Shaanxi Province；YL：Yangling District，Shaanxi Province；JT：Jintang County，Sichuan Province；LS：Leshan City，Sichuan Province；MS：Meishan City，Sichuan Province；SL：Shuangliu City，Sichuan；SN：Suining City，Sichuan Province.

图2　小菜蛾（A~C）和斜纹夜蛾（D~F）种群抗性水平在我国的地理分布

Fig. 2　Geographical distribution of resistance levels in *Plutella xylostella*（A–C）and *Spodoptera litura*（D–F）populations in China

1.2 甜菜夜蛾对茚虫威的抗性现状

我国乃至全球范围，甜菜夜蛾对茚虫威的抗性水平监测数据较少（表1）。2006年司升云等（2009）监测了湖北省甜菜夜蛾对茚虫威的抗性，结果显示其对对茚虫威的抗性居于敏感至中等水平，其中荆州、襄樊、麻城市甜菜夜蛾对茚虫威的抗性处于敏感水平，宜昌市甜菜夜蛾对茚虫威的抗性处于低水平，而武汉市甜菜夜蛾对茚虫威的抗性已经发展为中等水平。2008年山东省章丘区甜菜夜蛾种群对茚虫威的抗性处于低水平（王伟，2011）。2011年和2012年监测到广东省惠州市甜菜夜种群对茚虫威的抗性从中等抗性水平下降为低水平（Su & Sun，2014）。

1.3 斜纹夜蛾对茚虫威的抗性现状

斜纹夜蛾对茚虫威的抗性现状如表1所示。斜纹夜蛾对茚虫威抗性在我国分布如图2-D~F所示。早在2004年在巴基斯坦就监测到了斜纹夜蛾 *S. litura* 对茚虫威的抗性处于中等水平（Ahmad et al.，2008），2009—2011年巴基斯坦斜纹夜蛾对茚虫威的抗性不断发展，部分地区从低水平抗性发展为中等水平抗性（Saleem et al.，2016）。2010年和2012年对湖南省长沙、益阳、常德、岳阳等市斜纹夜蛾种群进行茚虫威抗性监测，结果表明这些种群对茚虫威均处于中等抗性水平（Tong et al.，2013），2014—2016年仍维持在中等抗性水平，而2014—2016年湖南省郴州市斜纹夜蛾种群对茚虫威的抗性处于低等抗性水平（刘佳等，2016）。2012年在浙江省三门县和萧山区2地监测到了斜纹夜蛾对茚虫威的抗性倍数为43倍和86倍（章金明等，2014）。2013年海南省海口市斜纹夜蛾对茚虫威的抗性倍数也发展为73倍（潘飞等，2014）。2014年四川省大部分地区斜纹夜蛾对茚虫威的抗性仍处于敏感水平，而2016年眉山市和遂宁市斜纹夜蛾种群对茚虫威的抗性表现为低水平抗性，而双流区、金堂县和乐山市斜纹夜蛾对茚虫威的抗性已发展为中等水平（Wang et al.，2018）。值得注意的是2012年我国湖南省部分地区斜纹夜蛾对茚虫威的抗性就已经发展为中等水平，2014年四川省部分地区斜纹夜蛾对茚虫威的抗性发展到中等水平。

1.4 棉铃虫对茚虫威的抗性现状

棉铃虫对茚虫威的抗性现状如表1所示。2000年巴基斯坦的棉铃虫对茚虫威的抗性仍处于敏感水平（Ahmad et al.，2003）。2015年对河北省邯郸市棉铃虫的抗性进行监测，发现其对茚虫威的抗性已发展为中等水平，而2016年山东省沂水县棉铃虫对茚虫威的抗性仍处于低水平（王芹芹等，2017）。Ahmadet al.（2019）对巴基斯坦棉铃虫进行茚虫威抗性监测，发现其对茚虫威的抗性由2003—2010年的中等水平下降为2011—2012年的低水平，在2013—2016年下降为敏感水平。

2 主要农业害虫对茚虫威的抗性机制

害虫对杀虫剂的抗性机制可以分为代谢类型和非代谢类型两大类。其中代谢类型的抗性机制包括细胞色素P450、羧酸酯酶（carboxylesterase，CarE）、谷胱甘肽 *S*-转移酶（glutathione *S*-transferase，GST）等各种解毒代谢酶活性的提高；非代谢类型抗性机制包括乙酰胆碱酯酶、乙酰胆碱受体、电压门控钠离子通道、γ-氨基丁酸（γ-aminobutyric acid，GABA）-氯离子通道复合体、鱼尼丁受体等药剂的分子靶标变异（突变或表达量变化）导致的敏感度降低，各种因子引起的表皮穿透性降低使药剂到达靶标的速度减缓。

细胞色素P450介导的杀虫剂代谢解毒作用是许多昆虫对杀虫剂产生抗性的普遍原因。P450抑制剂、增效醚（piperonyl butoxide，PBO）可以增加家蝇 *Musca domestica* 对茚虫威的敏感性，表明P450可能是家蝇对茚虫威产生抗性的机制之一（Shono et al.，2004）。Zhang et al.（2017）研究结果表明，小菜蛾抗性品系的P450活性是敏感品系的6.8倍。棉铃虫的P450活性通过茚虫威选育后有增加现象（Cui et al.，2019）。以上研究结果表明，P450活性的增加可能是昆虫对茚虫威产生抗性的重要机制，这些结果将有助于制定杀虫剂抗性管理策略，以延缓昆虫对茚虫威抗性的发展。

酯酶是昆虫体内一种重要的代谢酶系，可以通过水解酯键或与亲酯类化合物结合来降低有毒化合物的毒性。羧酸酯酶作为昆虫体内重要的解毒酶系之一，能够催化水解含羧基酯键、酰胺键和硫酯键的化合物，在昆虫对杀虫剂的抗性中起着重要作用。Alves et al.（2008）研究发现，在增效剂脱叶磷（*S*，*S*，*S*-tributyl phosphorotrithioate，DEF）的作用下，茚虫威对欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 和玫瑰色卷蛾 *Choristoneura rosaceana* 的毒性显著增加，表明增效剂抑制茚虫威的活化代谢，茚虫威的作用机制可能与脂酶的活性增加有关。小菜蛾茚虫威抗性品系的羧酸酯酶活性明显高于敏感品系的，且随着所选育的抗性程度增加，羧酸酯酶的活性增加（Sayyed & Wright，2006；Sarita et al.，2010），同样，选育的甜菜

夜蛾和斜纹夜蛾的茚虫威抗性品系的羧酸酯酶活性也明显高于敏感品系的（刘辉等，2011；Gao et al.，2014；刘佳等，2016）。对烟青虫的茚虫威抗性品系研究表明，CarE的活性增加可能是其对茚虫威产生抗性的一个重要机制（Pang et al.，2012）。另外，王芹芹等（2017）发现棉铃虫对茚虫威达到中等抗性时，其羧酸酯酶的活性显著增加。Vojoudi et al.（2017）认为棉铃虫的CarE活性增加，可能是其参与了对茚虫威的解毒代谢过程（表2）。以上研究结果表明，昆虫对茚虫威的抗性机制均与羧酸脂酶的活性有关，羧酸脂酶参与到昆虫对茚虫威的解毒代谢过程中。

GST能催化还原型谷胱甘肽与各种具有亲电特点的化合物结合，增强其水溶性，进而将它们排出体外。Zhang et al.（2017）研究结果发现小菜蛾抗性品系的GST活性是敏感品系的6.8倍。Nehare et al.（2010）研究结果表明，小菜蛾抗性品系的GST活性随着抗性程度的增加而显著增加。烟青虫茚虫威抗性品系中GST活性增加（Pang et al.，2012）。王芹芹等（2017）和Vojoudi et al.（2017）发现棉铃虫对茚虫威的抗性可能与GST活性增加有关。DEF作为GST的抑制剂在解毒代谢中发挥作用。增效剂试验表明，DEF能增加茚虫威对德国蟑螂 *Blattella germanica* 和玫瑰色卷蛾的毒性（Gondhalekar et al.，2016；Hafez et al.，2020）（表2）。以上研究结果表明，GST可能在茚虫威抗性机制中起着关键作用。

靶标抗性是昆虫产生抗药性的重要机制，是由昆虫体内分子靶标对杀虫剂敏感度降低而引起的抗性。钠离子通道的点突变造成昆虫对杀虫剂的敏感性下降，是昆虫对拟除虫菊酯和滴滴涕（dichlorodiphenyltrichloroethane，DDT）产生抗性的主要原因。在田间小菜蛾茚虫威抗性种群中检测到了钠离子通道F1845Y和V1848I的突变，这是第1次发现小菜蛾钠离子通道突变与茚虫威抗性有关，因此F1845Y和V1848I可以作为小菜蛾对茚虫威抗性监测的分子标记（Wang et al.，2016）。Jiang et al.（2015）通过在非洲爪蟾 *Enopus laevis* 卵母细胞中表达钠离子通道F1845Y和V1848I的突变体，降低了茚虫威对钠离子通道阻断的效力，表明F1845Y和V1848I的突变可能是昆虫对茚虫威产生抗性的原因。通过CRISPR/Cas9构建携带F1845Y或V1848I基因的纯合突变果蝇品系发现，携带这2种突变的果蝇均对茚虫威产生中等抗性（Samantsidis et al.，2019）。Gao et al.（2014）认为甜菜夜蛾钠离子通道L1014P突变是导致其对茚虫威产生抗性的主要原因，从分子水平揭示其对茚虫威的抗性机制。但是从这些研究中很难判断F1845Y、V1848I和L1014P突变是与菊酯类抗性有关，还是与茚虫威抗性有关（表2）。

表2 主要农业害虫对茚虫威的抗性机制

Table 2 The resistance mechanisms of the major agricultural pests to indoxacarb

种 Species	抗性机制 Resistance mechanism	参考文献 Reference
小菜蛾 *Plutella xylostella*	CarE活性增加 Increase in CarE activity	Sayyed & Wright（2006）
	P450和GST活性增加 Increase in P450s and GST activity	Zhang et al.（2017）
	CarE与GST的活性增加 Increase in CarE and GST activity	Nehare et al.（2010）
	钠离子通道F1845Y和V1848I的突变 F1845Y and V1848I mutation of sodium channels	Wang et al.（2016）
甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	GST和CarE活性增加与钠离子通道L1014P的突变 Increase in GST and CarE activity，and L1014P mutation of sodium channels	Gao et al.（2014）
斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	CarE活性增加 Increase in CarE activity	刘辉等（2011）Liu et al.（2011）
	P450活性增加 Increase in P450 activity	Sayyed et al.（2008）
	CarE活性增加 Increase in CarE activity	刘佳等（2016）Liu et al.（2016）
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	CarE和GST活性增加 Increase in GST and CarE activity	王芹芹等（2017）Wang et al.（2017）
	P450和CarE活性增加 Increase in P450 and CarE activity	Cui et al.（2019）
	CarE和GST活性增加 Increase in CarE and GST activity	Vojoudi et al.（2017）
家蝇 *Musca domestica*	P450活性增加 Increase in P450 activity	Shono et al.（2004）
烟青虫 *Heliothis assulta*	CarE和GST活性增加 Increase in CarE and GST activity	Pang et al.（2012）
果蝇 *Drosophila*	钠离子通道F1845Y和V1848I的突变 F1845Y and V1848I mutation of sodium channels	Samantsidis et al.（2019）

3 茚虫威抗性品系对其它药剂的交互抗性

害虫在不同杀虫剂之间的交互抗性问题关系到化学防治在延缓和治理抗药性中的应用，其具有重要的实践指导意义。交互抗性测定试验表明，室内筛选的小菜蛾茚虫威抗性品系对氰氟虫腙表现中等交互抗性，同时对高效氯氰菊酯和溴虫腈表现低水平的交互抗性，而对丁醚脲、多杀菌素、氯虫苯甲酰胺、啶虫隆、阿维菌素和溴氰虫酰胺无交互抗性，且茚虫威抗性品系对氰氟虫腙、高效氯氰菊酯和溴虫腈的交互抗性可能与P450、CarE活性增加有关（Zhang et al.，2017）。王伟（2011）研究结果表明当甜菜夜蛾茚虫威抗性种群对茚虫威的抗性倍数比敏感种群增加134.3倍时，其对甲维盐的交互抗性倍数为13.0，表现中等交互抗性水平；而对溴虫腈、灭多威、氟啶脲、多杀菌素、高效氯氰菊酯、毒死婢和虫酰肼无交互抗性。Sayyed et al.（2008）于实验室对斜纹夜蛾敏感品系进行9代茚虫威抗性筛选，得到抗性倍数为44.0的品系，其对多杀菌素和甲基阿维菌素均表现出显著的交互抗性，而对阿维菌素无交互抗性，通过PBO增效试验揭示斜纹夜蛾茚虫威抗性品系对多杀菌素和甲维盐产生交互抗性与细胞色素 P450有关。而王建军等（2008）对抗性倍数为15.6的斜纹夜蛾茚虫威抗性种群进行交互抗性测定，发现其对辛硫磷、高效氯氰菊酯、氟虫腈、溴虫睛和灭多威均无交互抗性。Cui et al.（2019）通过抗性筛选得到抗性倍数为4.4的棉铃虫茚虫威抗性品系，其对氯氟氰菊酯、毒死蜱、氰氟虫腙、乙基多杀菌素、氯虫苯甲酰胺、氟虫脲、溴虫腈、甲氧虫酰肼和阿维菌素无交互抗性。通过对扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* 进行5代的茚虫威抗性筛选，其抗性倍数为2 223.1，且对多杀菌素表现出36.0倍的交互抗性，对毒死蜱和联苯菊酯无交互抗性（Afzal et al.，2015）（表3）。

表3 茚虫威抗性品系昆虫对其它药剂的交互抗性

Table 3 Cross-resistance of indoxacarb-resistant strains insects against others insecticides

抗性品系 Resistant strain	抗性倍数 Resistance ratio	交互抗性 Cross-resistance		参考文献 Reference
		药剂名称 Insecticide	抗性倍数 Resistance ratio	
菜蛾 *Plutella xylostella*	85.0	高效氯氰菊酯 Beta cypermethrin	9.0	–
		氰氟虫腙 Metaflumizone	21.0	–
	264.0	丁醚脲 Diafenthiuron	<5.0	–
	1 069.0	溴虫腈 Chlorfenapyr	8.0	–
		多杀菌素、氯虫苯甲酰胺、啶虫隆、阿维菌素、溴氰虫酰胺 Spinosad，chlorantraniliprole，acetamiprid，avermectin，cyantraniliprole	<5.0	Zhang et al.（2017）
甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*	134.3	甲维盐 Emamectin benzoate	13.0	–
		溴虫腈、灭多威、氟啶脲、多杀菌素、高效氯氰菊酯、毒死婢、虫酰肼 Chlorfenapyr，methomy，hlorfluazuron，spinosad，beta cypermethrin，chlorpyrifos，tebufenozide	<5.0	王伟（2011） Wang（2011）
斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	44.0	多杀菌素、甲基阿维菌素 Spinosad，emamectin	>5.0	–
		阿维菌素 Avermectin	<5.0	Sayyed et al.（2008）
		甲基阿维菌素 Emamectin	77.0	–
	15.6	辛硫磷、高效氯氰菊酯、氟虫腈、溴虫睛、灭多威 Phoxim，beta cypermethrin，fipronil，chlorfenapyr，methomy	<5.0	王建军等（2008） Wang et al.（2008）
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	4.4	氯氟氰菊酯、毒死蜱、氰氟虫腙、乙基多杀菌素、氯虫苯甲酰胺、氟虫脲、溴虫腈、甲氧虫酰肼、阿维菌素 Cyhalothrin，chlorpyrifos，metaflumizone，spinetoram，chlorantraniliprole，flufenoxuron，chlorfenapyr，methoxyfenozide，avermectin	<5.0	Cui et al.（2019）
扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis*	2 223.1	多杀菌素 Spinosad	36.0	–
		毒死蜱、联苯菊酯 Chlorpyrifos，bifenthrin	<5.0	Afzal et al.（2015）

4 茚虫威的抗性风险

不同种害虫对茚虫威抗性选育结果如表4所示。Sayyed & Wright(2006)对马来西亚的小菜蛾室内敏感种群进行茚虫威抗性筛选，发现第7代小菜蛾对茚虫威已达到90.0倍的高抗水平，其抗性现实遗传力为0.18，表明小菜蛾对其抗性发展比较缓慢。对韩国的田间小菜蛾种群进行10代的茚虫威抗性筛选，其抗性倍数为原来的31.3(Nehare et al.，2010)。小菜蛾经61代的茚虫威抗性选育，其对茚虫威的抗性倍数达到1 043.9(Zhang et al，2017)。王伟(2011)对甜菜夜蛾田间敏感种群进行抗性筛选，发现第13代的抗性倍数为240.0，其抗性现实遗传力为0.25。巴基斯坦的实验室斜纹夜蛾敏感品系经茚虫威9代抗性选育后，其对茚虫威的抗性倍数为44.0(Sayyed et al.，2008)，王建军等(2008)通过培养基混药法对斜纹夜蛾进行茚虫威抗性选育，第9代时其抗性倍数为15.6，其抗性现实遗传力为0.41，表明斜纹夜蛾对茚虫威有较高的抗性遗传力。斜纹夜蛾3龄幼虫经茚虫威13代抗性选育后，其抗性倍数达到69.6，且抗性现实遗传力达到0.70，表明斜纹夜蛾种群对茚虫威的抗性水平有发展为高抗的风险(刘辉等，2011)。对室内棉铃虫敏感品系通过11代的茚虫威抗性筛选，其抗性倍数为4.4(Cui et al.，2019)，而对印度的田间棉铃虫敏感品系进行抗性筛选，其抗性迅速发展，在第11代时抗性倍数达到1 238.9的高抗水平，并且抗性现实遗传力为0.45，表明该棉铃虫种群对茚虫威的抗性发展较快(Ghodki et al.，2009)。以上抗性风险评估结果表明，小菜蛾、甜菜夜蛾、斜纹夜蛾和棉铃虫均有对茚虫威产生较高水平抗性的风险。

表4 主要农业害虫对茚虫威的抗性风险

Table 4 The resistance risk of the major agricultural pests to indoxacarb

种 Species	LC_{50}(95%置信限) LC_{50}(95% fiducial limit)/(mg/L)	抗性倍数 Resistance ratio	抗性水平 Resistance level	抗性现实遗传力 Resistance realized heritability	参考文献 Reference
小菜蛾 *Plutella xylostella*	23.30(16.30–33.30)	90.0	中等 Moderate	0.18	Sayyed & Wright(2006)
	167.82(155.68–177.69)	31.3	中等 Moderate	–	Nehare et al.(2010)
	574.12(389.54–932.45)	1 043.9	高 High	–	Zhang et al.(2017)
斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*	410.00(327.00–511.00)	44.0	中等 Moderate	–	Sayyed et al.(2008)
	18.76(14.12–24.92)	15.6	中等 Moderate	0.41	王建军等(2008) Wang et al.(2008)
	40.47(35.13–46.61)	69.6	中等 Moderate	0.70	刘辉等(2011) Liu et al.(2011)
甜菜夜蛾 *S. exigua*	55.21(47.31–64.44)	240.0	高 High	0.25	王伟(2011) Wang(2011)
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	26.25(16.90–40.76)	4.4	敏感 Sensitive	0.07	Cui et al.(2019)
	272.55(248.74–304.41)	1 238.9	高 High	0.45	Ghodki et al.(2009)

5 对害虫采取的抗性治理策略

茚虫威的抗性现状研究表明，小菜蛾、甜菜夜蛾、斜纹夜蛾和棉铃虫均对茚虫威产生了不同程度的抗性，因此必须制定相关的抗性治理措施来延缓害虫对茚虫威的抗性。为延缓害虫对茚虫威的抗性发展，结合文献报道的茚虫威抗性机制、交互抗性情况和抗性风险与抗性遗传特征，对害虫采取抗性治理措施是必要的。

5.1 我国茚虫威近期抗性数据的普查

抗性监测数据直接关系到害虫抗性治理策略和综合治理体系的制定。抗性治理的主要关键点是要对早期抗性水平进行监测和评估，以提出合理的治理措施。根据已报道的抗性监测数据，我国主要农业害虫对茚虫威抗性水平的近年数据缺乏，所以急需对目前的抗性数据进行普查，以便及时依据抗性水平采取合适的治理措施，延缓害虫对茚虫威的抗性发展。

5.2 选择合适的轮用组合

合理的杀虫剂轮用是一种经济可行的控制害虫抗药性的方法。轮用关键是在轮用的间隔期内选择无交互抗性的杀虫剂，或者选用不同作用机制类型的杀虫剂，避免交互抗性，减轻其对靶标害虫的持续选择压力，延缓杀虫剂的使用寿命。2010—2012年Riley(2014)通过进行茚虫威、氟啶虫酰胺和乙基多杀菌素等不同作用机制类型杀虫剂的轮用，斜纹夜蛾对茚虫威的抗性得到有效控制，并提高了经济效

益。2003—2016年对巴基斯坦的棉铃虫进行抗性监测，结果表明其对茚虫威的抗性水平由中等下降为敏感，且其对茚虫威抗性水平的下降与减少茚虫威的使用、与不同作用机制类型的杀虫剂轮用有关（Ahmad et al.，2019）。因此，可根据表3所示不同作用机制类型杀虫剂的交互抗性情况，选择合适的轮用药剂。

5.3 充分利用活化代谢，开展药剂混用

杀虫剂混用的原则之一是混用的各组分具有彼此不同的作用机制，进而可以达到对生物的多位点作用，使靶标不易产生抗性。田间药效试验结果表明，茚虫威与甲维盐混用对稻纵卷叶螟的防治效果优于常规药剂，是防治稻纵卷叶螟的理想混用组合（张夕林，2013）。茚虫威和阿维菌素混用对棉铃虫防治效果卓越，且可持续用于田间防治（Brévault et al.，2009）。因此，茚虫威与其它杀虫剂混用既能提高其药效，又能达到延缓靶标害虫对其抗性的发展。

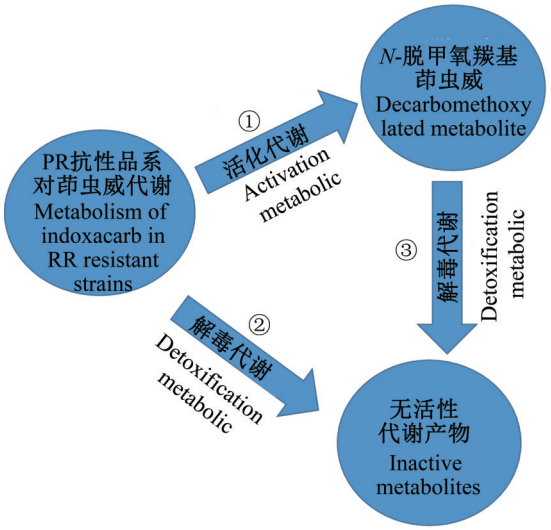
5.4 合理选择增效剂

增效剂能抑制昆虫体内与代谢相关的解毒酶活性，降低药剂在靶标害虫体内的代谢速度，延缓因代谢抗性机制产生的抗性，保持其高效的杀虫活性，延长使用寿命。Ahmad et al.（2019）试验结果表明，PBO和DEF两种增效剂均能提高不同棉铃虫田间抗性种群对茚虫威的药效。Zhang et al.（2017）增效试验结果表明，PBO和DEF均对茚虫威有显著的增效作用，能有效提高茚虫威对小菜蛾的毒力。以上研究结果表明，筛选商业上有价值的增效剂，通过合理使用增效剂可以达到提高茚虫威药效，减少用量的目的。

6 展望

综合分析害虫对茚虫威的抗性研究发现，目前所有报道的抗性机制基本上都属于相关性研究，如茚虫威抗性种群或品系的酯酶、GST、P450活性均高于敏感品系的，实际没有进行真正的代谢研究，另一方面由于敏感品系和抗性品系不是近等位基因系，这种比较的意义就很小了。关于分子靶标突变与抗性的研究也存在一些问题。菊酯类药剂作用于神经膜钠离子通道，神经系统轴状突传导时，使钠离子通道闸门延迟关闭，而茚虫威是阻断钠离子通道。目前文献显示，在茚虫威抗性种群中检测到了F1845Y、V1848I和L1014P的突变，这些突变究竟是具有菊酯类药剂的使用历史导致还是与茚虫威抗性有关，还有待进一步的研究验证。

茚虫威是一个需要到害虫体内活化的药剂，因此充分利用活化代谢，开展组合药剂的研究应用对抗性治理具有重要意义。早在2012年就鉴定出了小菜蛾对茚虫威有很高的活化代谢活性，其活化代谢产物为DCJW。阿维菌素抗性品系的活化代谢活性显著高于敏感品系的活化代谢活性，这种活化代谢活性的提高是因为小菜蛾在对阿维菌素产生抗性的过程中诱导了其体内对茚虫威活化代谢酶的活性，活化代谢活性的提高导致小菜蛾对茚虫威更敏感，但这只是阿维菌素对小菜蛾体内代谢酶系影响的一个方面。对阿维菌素有抗性的小菜蛾体内的非活化代谢酶系增加，可能对茚虫威或茚虫威活化代谢产物DCJW产生代谢作用，导致了交互抗性的复杂性（图3）。根据茚虫威的活化代谢，可以针对DCJW结构开发有商业价值的组合药剂用于抗性治理，进而减量使用农药。



当反应①增加时，阿维菌素抗性品系小菜蛾对茚虫威产生负交互抗性；当反应①增加，而反应③降低时，阿维菌素抗性品系小菜蛾对茚虫威产生极显著负交互抗性；②和③的速率变化使交互抗性的复杂性增加，其程度取决于和反应①的平衡。The increase of the reaction ① results in negative cross-resistance to indoxacarb in abamectin-resistant strain; the increase of the reaction ① along with the decrease of the reaction ③ result in extremely significant negative cross-resistance to indoxacarb in abamectin-resistant strain; the changes of reaction ①, ②and ③ ratios result in the increase in complexity of cross-resistance and the rank of cross-resistance dependent on equilibrium between ① and ② or/and ③ reactions.

图3 阿维菌素抗性小菜蛾品系对茚虫威的交互抗性机制

Fig. 3 The negative cross-resistance mechanism of abamectin-resistant *Plutella xylostella* to indoxacarb

菊酯类药剂和茚虫威的作用机制均与钠离子通道有关。但是，其作用方式不同，前者使钠离子通道关闭延迟，而后者是阻断钠离子通道。我国自20世纪80年代中期开始使用菊酯类药剂，登记对象为除了水稻害虫以外的所有农业害虫和卫生害虫，茚虫威的登记对象也被涵盖在内。因此急需开展基础研究，保证在抗性治理中合理使用菊酯类药剂与茚虫威。

在我国，茚虫威实际使用量并不多，目前其田间抗药性不是很突出。加强相关的基础研究，如茚虫威活化机制、作用机制与菊酯类药剂的交互抗性问题等，对合理使用该药剂以及弥补新药剂创制中的困难都有重要意义。

参 考 文 献（References）

AFZAL MBS, SHAD SA, BASOALTO E, EJAZ M, SERRAO JE. 2015. Characterization of indoxacarb resistance in *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Homoptera: Pseudococcidae): cross-resistance, stability and fitness cost. Journal of Asia-Pacific Entomology, 18(4): 779−785

AHMAD M, ARIF MI, AHMAD Z. 2003. Susceptibility of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) to new chemistries in Pakistan. Crop Protection, 22(3): 539−544

AHMAD M, RASOOL B, AHMAD M, RUSSELL DA. 2019. Resistance and synergism of novel insecticides in field populations of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Pakistan. Journal of Economic Entomology, 112(2): 859−871

AHMAD M, SAYYED AH, SALEEM MA, AHMAD M. 2008. Evidence for field evolved resistance to newer insecticides in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) from Pakistan. Crop Protection, 27(10): 1367−1372

ALVES AP, ALLGEIER WJ, SIEGFRIED BD. 2008. Effects of the synergist *S*, *S*, *S*-tributyl phosphorotrithioate on indoxacarb toxicity and metabolism in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner). Pesticide Biochemistry and Physiology, 90(1): 26−30

BI DF. 2010. Study on resistance monitoring, resistance selection and resistance biochemical mechanism to diamondback moth (*Plutella xylostella*) of indoxacarb. Master Thesis. Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese) [毕道芬. 2010. 小菜蛾抗药性监测, 对茚虫威抗性选育及抗性生化机理研究. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学]

BRÉVAULT T, OUMAROU Y, ACHALEKE J, VAISSAYRE M, NIBOUCHE S. 2009. Initial activity and persistence of insecticides for the control of bollworms (Lepidoptera: Noctuidae) in cotton crops. Crop Protection, 28(5): 401−406

CABALLERO JP, MURILLO L, LIST O, BASTIAT G, FLOCHLAY-SIGOGNAULT A, GUERINO F, LEFRANÇOIS C, LAUTRAM N, LAPIED B, APAIRE-MARCHAIS V. 2019. Nanoencapsulated deltamethrin as synergistic agent potentiates insecticide effect of indoxacarb through an unusual neuronal calcium-dependent mechanism. Pesticide Biochemistry and Physiology, 157: 1−12

CASIDA JE, DURKIN KA. 2013. Neuroactive insecticides: targets, selectivity, resistance, and secondary effects. Annual Review of Entomology, 58: 99−117

CHEN Q, CHEN JQ, JIANG Y, QIU GH, QIN WJ, CHEN HF, HUANG SJ, QIN HG. 2015. Insecticide resistance monitoring of diamondback moth (*Plutella xylostella*) in Jiangxi Province. Jiangsu Agricultural Sciences, 43(6): 113−116 (in Chinese) [陈琼, 陈洁琼, 江瑛, 邱高辉, 秦文婧, 陈洪凡, 黄水金, 秦厚国. 2015. 江西省小菜蛾田间种群的抗药性监测. 江苏农业科学, 43(6): 113−116]

CUI L, WANG QQ, QI HL, WANG QY, YUAN HZ, RUI CH. 2019. Resistance selection of indoxacarb in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae): cross-resistance, biochemical mechanisms and associated fitness costs. Pest Management Science, 74(11): 2636−2644

GAO M, MU W, WANG W, ZHOU C, LI XH. 2014. Resistance mechanisms and risk assessment regarding indoxacarb in the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. Phytoparasitica, 42(5): 585−594

GHODKI BS, THAKARE SM, MOHARIL MP, RAO NGV. 2009. Genetics of indoxacarb resistance in *Helicoverpa armigera* (Hubner). Entomological Research, 39(1): 50−54

GONDHALEKAR AD, NAKAYASU ES, SILVA I, COOPER B, SCHARF ME. 2016. Indoxacarb biotransformation in the German cockroach. Pesticide Biochemistry and Physiology, 134: 14−23

HAFEZ AM, MOTA-SANCHEZ D, HOLLINGWORTH RM, VANDERVOORT C, WISE JC. 2020. Metabolic mechanisms of indoxacarb resistance in field populations of *Choristoneura rosaceana* (Harris) (Lepidoptera: Tortricidae). Pesticide Biochemistry and Physiology, 168: 104636

JIANG D, DU YZ, NOMURA Y, WANG XL, WU YD, ZHOROV B, DONG K. 2015. Mutations in the transmembrane helix S6 of domain IV confer cockroach sodium channel resistance to sodium channel blocker insecticides and local anesthetics. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 66: 88−95

LIU H, XIAO P, LIU YJ, HE J, QIU XC, JIAO YY. 2011. Resistance risk analysis and biochemical mechanism of *Spodoptera litura* to indoxacarb. Agrochemicals, 50(3): 197−200 (in Chinese) [刘辉, 肖鹏, 刘永杰, 贺金, 邱秀翠, 焦艳艳. 2011. 斜纹夜蛾对茚虫威抗性风险分析及抗性生化机理. 农药, 50(3): 197−200]

LIU J, ZHOU Y, ZHU H, MA HH, DENG XL, ZHOU XM, BAI LY. 2016. Monitoring of insecticide resistance in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) and the effect of indoxacarb on its detoxification enzymes. Acta Entomologica Sinica, 59(11): 1254−1262 (in Chinese) [刘佳, 周勇, 朱航, 马海昊, 邓希乐, 周小毛, 柏连阳. 2016. 斜纹夜蛾抗药性监测及茚虫威对其解毒代谢酶的影响. 昆虫学报, 59(11): 1254−1262]

NEHARE S, MOHARIL MP, GHODKI BS, LANDE GK, BISANE KD, THAKARE AS, BARKHADE UP. 2010. Biochemical anal-

ysis and synergistic suppression of indoxacarb resistance in *Plutella xylostella* L. Journal of Asia-Pacific Entomology, 13(2): 91−95

PAN F, QIN S, YAN CY, JI XC, XIE SH, CHEN JC. 2014. Monitoring on the resistance of *Spodoptera litura* (Fabricius) to fifteen kinds of pesticides in Hainan region. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 36(5): 1042−1047 (in Chinese) [潘飞, 秦双, 严春雨, 吉训聪, 谢圣华, 陈绵才. 2014. 斜纹夜蛾对15种杀虫剂的抗药性监测. 江西农业大学学报, 36(5): 1042−1047]

PANG S, YOU WY, DUAN LS, SONG XY, LI XF, WANG CJ. 2012. Resistance selection and mechanisms of oriental tobacco budworm (*Helicoverpa assulta* Guenée) to indoxacarb. Pesticide Biochemistry and Physiology, 103(3): 219−223

RILEY DG. 2014. Insecticide rotations for the management of lepidopteran pests in cabbage and collards. Journal of Entomological Science, 49(2): 130−143

SALEEM M, HUSSAIN D, GHOUSE G, ABBAS M, FISHER SW. 2016. Monitoring of insecticide resistance in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) from four districts of Punjab, Pakistan to conventional and new chemistry insecticides. Crop Protection, 79: 177−184

SALGADO VL, HAYASHI JH. 2007. Metaflumizone is a novel sodium channel blocker insecticide. Veterinary Parasitology, 150(3): 182−189

SAMANTSIDIS G-R, O'REILLY AO, DOURIS V, VONTAS J. 2019. Functional validation of target-site resistance mutations against sodium channel blocker insecticides (SCBIs) via molecular modeling and genome engineering in Drosophila. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 104: 73−81

SANTOS V, DE SIQUEIRA HAA, DA SILVA JE, DE FARIAS MJDC. 2011. Insecticide resistance in populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), from the state of Pernambuco, Brazil. Neotropical Entomology, 40(2): 264−270

SARITA N, MOHARIL MP, GHODKI BS, LANDE GK, BISANE KD, THAKARE AS, BARKHADE UP, 2010. Biochemical analysis and synergistic suppression of indoxacarb resistance in *Plutella xylostella* L. Journal of Asia Pacific Entomology, 13: 91−95

SAYYED AH, AHMAD M, SALEEM MA. 2008. Cross-resistance and genetics of resistance to indoxacarb in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Economic Entomology, 101(2): 472−479

SAYYED AH, WRIGHT DJ. 2006. Genetics and evidence for an esterase-associated mechanism of resistance to indoxacarb in a field population of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). Pest Management Science, 62(11): 1045−1051

SHONO T, ZHANG L, SCOTT JG. 2004. Indoxacarb resistance in the house fly, *Musca domestica*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 80(2): 106−112

SI SY, ZHOU LL, WANG Y, LIU XM. 2009. Monitoring of insecticide resistance of *Spodoptera exigua* field populations in Hubei Province. Plant Protection, 35(1): 114−117 (in Chinese) [司升云, 周利琳, 望勇, 刘小明. 2009. 湖北省甜菜夜蛾田间种群抗药性监测. 植物保护, 35(1): 114−117]

SILVER KS, SODERLUND DM. 2005. Action of pyrazoline-type insecticides at neuronal target sites. Pesticide Biochemistry and Physiology, 81(2): 136−143

SU JY, SUN XX. 2014. High level of metaflumizone resistance and multiple insecticide resistance in field populations of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) in Guangdong Province, China. Crop Protection, 61: 58−63

TONG H, SU Q, ZHOU XM, BAI LY. 2013. Field resistance of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) to organophosphates, pyrethroids, carbamates and four newer chemistry insecticides in Hunan, China. Journal of Pest Science, 86(3): 599−609

TSURUBUCHI Y, KONO Y. 2003. Modulation of sodium channels by the oxadiazine insecticide indoxacarb and its *N*-decarbomethoxylated metabolite in rat dorsal root ganglion neurons. Pest Management Science, 59(9): 999−1006

VOJOUDI S, SABER M, GHAREKHANI G, ESFANDIARI E. 2017. Toxicity and sublethal effects of hexaflumuron and indoxacarb on the biological and biochemical parameters of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Iran. Crop Protection, 91: 100−107

VON STEIN RT, SILVER KS, SODERLUND DM. 2013. Indoxacarb, metaflumizone, and other sodium channel inhibitor insecticides: mechanism and site of action on mammalian voltage-gated sodium channels. Pesticide Biochemistry and Physiology, 106(3): 101−112

WANG JJ, DONG HG. 2009. Advances in toxicology of the novel insecticide indoxacarb. Plant Protection, 35(3): 20−22 (in Chinese) [王建军, 董红刚. 2009. 新型高效杀虫剂茚虫威毒理学研究进展. 植物保护, 35(3): 20−22]

WANG JJ, DONG HG, YUAN LZ. 2008. Selection for indoxacarb resistance in *Spodoptera litura* and investigation on cross-resistance in the selected population. Journal of Plant Protection, 35 (6): 525−529 (in Chinese) [王建军, 董红刚, 袁林泽. 2008. 斜纹夜蛾对茚虫威的抗药性汰选及交互抗性测定. 植物保护学报, 35(6): 525−529]

WANG QQ, CUI L, WANG QY, YANG HY, RUI CH. 2017. Mechanisms of resistance to indoxacarb in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): the synergistic effects of PBO, DEF and DEM and the activities of detoxification enzymes. Acta Entomologica Sinica, 60(8): 912−919 (in Chinese) [王芹芹, 崔丽, 王奇渊, 杨宏宇, 芮昌辉. 2017. 棉铃虫对茚虫威的抗性机理: PBO, DEF 和 DEM 的增效作用及解毒酶活性. 昆虫学报, 60(8): 912−919]

WANG W. 2011. Resistance risk assessment and resistance mechanism of beet armyworm to indoxacarb. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [王伟. 2011. 甜菜夜蛾对茚虫威的抗性风险评估及抗性机理研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]

WANG XG, HUANG Q, HAO Q, RAN S, WU YQ, CUI P, YANG J,

JIANG CX, YANG QF. 2018. Insecticide resistance and enhanced cytochrome P450 monooxygenase activity in field populations of *Spodoptera litura* from Sichuan, China. Crop Protection, 106: 110−116

WANG XL, SU W, ZHANG JH, YANG YH, DONG K, WU YD. 2016. Two novel sodium channel mutations associated with resistance to indoxacarb and metaflumizone in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Insect Science, 23(1): 50−58

WING KD, SACHER M, KAGAYA Y, TSURUBUCHI Y, MULDERIG L, CONNAIR M, SCHNEE M. 2000. Bioactivation and mode of action of the oxadiazine indoxacarb in insects. Crop Protection, 19(8/9/10): 537−545

WING KD, SCHNEE ME, SACHER M, CONNAIR M. 1998. A novel oxadiazine insecticide is bioactivated in lepidopteran larvae. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 37(1): 91−103

XIA YM, LU YH, SHEN J, GAO XW, QIU H, LI JH. 2014. Resistance monitoring for eight insecticides in *Plutella xylostella* in central China. Crop Protection, 63: 131−137

XIA YM, LU YH, ZHU X, SHEN J, YOU H, LI JH. 2013. Determination of *Plutella xylostella* (L.) resistance to nine insecticides in central China. China Vegetables, (22): 75−80 (in Chinese) [夏耀民, 鲁艳辉, 朱勋, 申君, 游红, 李建洪. 2013. 华中地区小菜蛾对9种杀虫剂的抗药性测定. 中国蔬菜, (22): 75−80]

YIN SX. 2014. Studies of the resistance status and resistance mechanisms to indoxacarb of diamondback moth (*Plutella xylostella*) in Shaanxi Province. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [殷劭鑫. 2014. 陕西地区小菜蛾抗药性监测及抗性生化机理研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]

YIN YQ, ZHAO XQ, LI XY, SHEN AD. 2011. The relationship between susceptibility of *Plutella xylostella* to insecticides and resistance. Chinese Journal of Applied Entomology, 48(2): 296−300 (in Chinese) [尹艳琼, 赵雪晴, 李向永, 谌爱东. 2011. 小菜蛾对杀虫剂的敏感性与其抗药性的相关性. 应用昆虫学报, 48(2): 296−300]

ZHANG JM, SONG L, HUANG F, LI WD, ZHENG XL, ZHANG PJ, LÜ YB. 2012. A preliminary report on the resistance of *Plutella xylostella* to chlorantraniliprole and indoxacarb in different areas. Zhejiang Agricultural Sciences, 6(1): 857−859, 861 (in Chinese) [章金明, 宋亮, 黄芳, 郦卫弟, 郑雪良, 张蓬军, 吕要斌. 2012. 不同地区小菜蛾对氯虫苯甲酰胺和茚虫威的抗性初报. 浙江农业科学, 6(1): 857−859, 861]

ZHANG JM, ZHANG PJ, HUANG F, SONG L, LIU M, LÜ YB, LIN XY, YE XY. 2014. Sensitivity to several types of insecticides in field populations of *Spodoptera litura* in Zhejiang Province. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 26(1): 110−116 (in Chinese) [章金明, 张蓬军, 黄芳, 宋亮, 刘敏, 吕要斌, 林小勇, 叶鑫业. 2014. 浙江菜区斜纹夜蛾对几类杀虫剂的敏感性. 浙江农业学报, 26(1): 110−116]

ZHANG SZ, ZHANG XL, SHEN J, LI DY, WAN H, YOU H, LI JH. 2017. Cross-resistance and biochemical mechanisms of resistance to indoxacarb in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 140: 85−89

ZHANG XL. 2013. The control effect of new insecticide indoxacarb and its mixed application on *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée. Chinese Agrochemical, (24): 37, 48 (in Chinese) [张夕林. 2013. 新型杀虫剂茚虫威及其混用对水稻纵卷叶螟的防治效果. 中国农药, (24): 37, 48]

ZHU H. 2015. Resistance monitoring of *Plutella xylostella* in parts of Hunan and expression characteristics of ABCG2 gene from the diamondback moth. Master Thesis. Changsha: Hunan Agricultural University (in Chinese) [朱航. 2015. 湖南部分地区小菜蛾抗药性监测及小菜蛾ABCG2基因的表达特征研究. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学]

（责任编辑：张俊芳）