

棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性现状及其治理策略



马康生^{1,2} 王静慧³ 解晓平⁴ 高希武^{2*}

(1. 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070; 2. 中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193;
3. 百色学院农业与食品工程学院, 广西 百色 533000; 4. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要: 棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 是棉花生产中最严重的害虫之一。长期以来防治棉蚜主要依赖于化学杀虫剂, 其中新烟碱类杀虫剂扮演着十分重要的角色, 但由于其长期、大量的使用, 棉蚜已对该类杀虫剂产生了较高水平的抗性, 严重影响了对棉蚜的防治效果。抗性机制研究表明, 棉蚜对新烟碱类杀虫剂产生抗性的机制主要涉及解毒代谢能力增强和靶标敏感性下降。细胞色素 P450、羧酸酯酶、谷胱甘肽 *S*-转移酶、UDP-葡萄糖基转移酶等解毒酶基因过量表达介导的解毒代谢增强和烟碱型乙酰胆碱受体 $\beta 1$ 亚基突变引起的靶标敏感性下降是棉蚜对新烟碱类杀虫剂产生抗性的关键。针对我国棉蚜对新烟碱类杀虫剂抗性问题的现状, 为更好地利用该类药剂防治棉蚜, 亟需根据棉蚜抗性机制制定合理的抗性治理策略。本文将从棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性现状、抗性机制以及抗性治理策略等方面进行综述, 以期对抗性棉蚜的科学治理提供参考。

关键词: 棉蚜; 新烟碱类杀虫剂; 抗性; 抗性机制; 抗性治理

Status and management strategies of neonicotinoid insecticide resistance in *Aphis gossypii* Glover

Ma Kangsheng^{1,2} Wang Jinghui³ Xie Xiaoping⁴ Gao Xiwu^{2*}

(1. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, Hubei Province, China;
2. Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 3. College of Agriculture & Food Engineering, Baise University, Baise 533000, Guangxi Zhuang Autonomous Region, China;
4. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: *Aphis gossypii* Glover is one of the most serious insect pests in cotton production. The control of *A. gossypii* has been largely dependent on the application of chemical insecticides, among which neonicotinoid insecticides has played a very important role. However, due to the long-term, large-scale, and unreasonable use, *A. gossypii* has evolved high level of resistance to neonicotinoid insecticides, which has seriously reduced the control efficacy of neonicotinoids to cotton aphids. Previous studies of resistance mechanisms demonstrated that the enhanced detoxification mediated by the overexpression of detoxify enzyme genes, such as cytochrome P450, carboxylesterases, glutathione *S*-transferases, and UDP-glycosyltransferases, and the decreased target sensitivity caused by the mutation of nicotinic acetylcholine receptors $\beta 1$ subunit were the main resistance mechanisms of *A. gossypii* against neonicotinoid insecticides. In view of the prominent resistance status of *A. gossypii* to neonicotinoid insecticides, to effectively use of neonicotinoid insecticides for controlling *A. gossypii* in the fields, more reasonable resistance management strategies need to be developed according to the resistance mechanisms. In the present review, the current status of resistance and resistance mechanism of *A. gossypii* to

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0201902), 国家自然科学基金(31871997)

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

收稿日期: 2021-07-07

neonicotinoid insecticides as well as the strategies for insecticide resistance management in *A. gossypii* were reviewed.

Key words: *Aphis gossypii*; neonicotinoid insecticides; resistance; resistance mechanism; resistance management

棉蚜 *Aphis gossypii* Glover, 又称瓜蚜, 属半翅目蚜科, 是一种世界性分布的重要害虫。棉蚜能够为害棉花、木槿、黄瓜、甜瓜、茄子、辣椒和小麦等 300 多种植物 (Carletto et al., 2010; Li et al., 2013; Fan et al., 2018)。作为一种重要的刺吸式口器害虫, 棉蚜可通过直接取食植物汁液和传播植物病毒造成危害 (Blackman & Eastop, 1984; Ma et al., 2017)。长期以来, 防治棉蚜主要依赖于化学杀虫剂, 但棉蚜具有种群数量大、繁殖速度快、适应性强等特点, 能快速适应防治药剂并产生抗药性, 严重影响化学防治的效果, 对我国棉花高质量安全生产造成严重的经济损失 (高希武和郑炳宗, 1990; 梁彦等, 2013; Chen et al., 2017a)。新烟碱类杀虫剂是近年来棉蚜田间防治的主要药剂, 但棉蚜对该类药剂产生较高水平的抗性, 已成为棉蚜有效防控中面临的最大挑战。本文从棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性现状、抗性机制以及抗性治理策略等方面进行综述, 以

期为棉蚜抗药性科学治理提供参考。

1 新烟碱类杀虫剂

新烟碱类杀虫剂是全球最重要的一类化学杀虫剂, 对多种害虫具有较高的杀虫活性, 是防治蚜虫、飞虱、叶蝉等刺吸式口器害虫最有效的杀虫剂种类之一 (梁彦等, 2013; Bass & Field, 2018; Jactel et al., 2019)。尽管早在 1690 年人们就开始用烟草浸出液 (主要成分为烟碱) 防治农业害虫 (Casida, 2018), 但新烟碱类杀虫剂的正式研制始于 1970 年壳牌公司以烟碱结构为先导化合物 SD-031588 的开发。1985 年, 德国拜耳公司和日本农药株式会社合作开发出了第一个新烟碱类杀虫剂——吡虫啉, 并于 1991 年由拜耳公司进行全球推广。随后, 国际上的几家大型农药公司相继研发出烯啶虫胺、啉虫脒和噻虫嗪等多种新烟碱类杀虫剂 (图 1)。

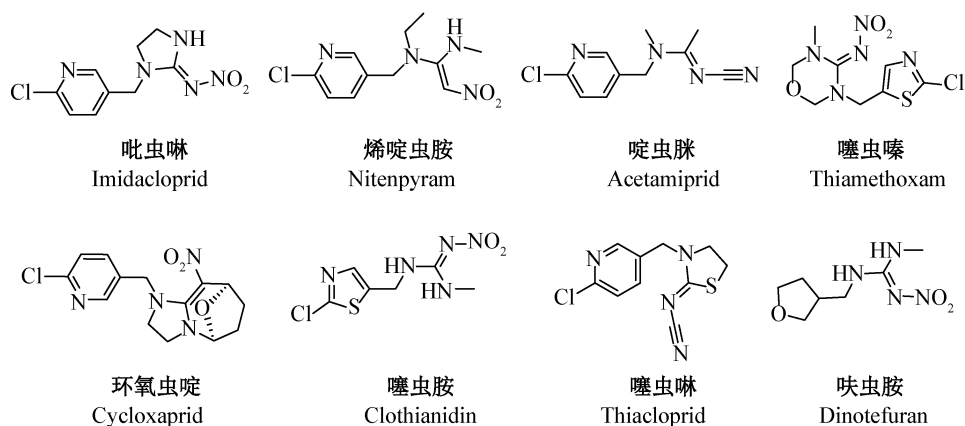


图 1 新烟碱类杀虫剂

Fig. 1 Neonicotinoid insecticides

新烟碱类杀虫剂作用于昆虫烟碱型乙酰胆碱受体 (nicotinic acetylcholine receptor, nAChR), 是 nAChR 的选择性激动剂 (Bass & Field, 2018; Casida, 2018), 该类杀虫剂能够通过与昆虫 nAChR 的结合阻断昆虫中枢神经系统信号的正常传导, 导致害虫死亡 (Casida, 2018)。新烟碱类杀虫剂具有高效、广谱、内吸性好的特点, 兼具触杀和胃毒作用, 对哺乳动物低毒, 可有效防治半翅目、鞘翅目、双翅目等多种害虫 (Elbert et al., 2008; Bass et al., 2015; Wang

et al., 2016)。自吡虫啉上市以来, 新烟碱类杀虫剂因其良好的杀虫活性, 在世界范围内已成功取代了有机磷类、氨基甲酸酯类等传统药剂在作物保护中的应用 (Lv et al., 2021)。新烟碱类杀虫剂在全球市场中占有重要地位, 在 2014 年该类杀虫剂的市场占有率在 25% 以上 (Bass et al., 2015), 近年来其在全球杀虫剂市场中的占有率虽有下降, 但仍是全球第一大杀虫剂类型 (陈鹏和柏亚罗, 2021)。

2 棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性现状

2.1 国外抗药性现状

随着新烟碱类杀虫剂使用量的增加,早在2005年害虫对新烟碱类杀虫剂的抗性問題就引起了人们的关注(Nauen & Denholm, 2005)。棉蚜作为一种抗性进化很快的农业害虫,已对多种新烟碱类杀虫剂产生了抗性。尽管在20世纪90年代新烟碱类杀虫剂才开始市场化推广,但在2000年左右就有文献报道棉蚜对新烟碱类杀虫剂产生了抗性(表1)。自2001年首次发现意大利和葡萄牙棉蚜种群对吡虫啉敏感性降低以来(Nauen & Elbert, 2003),棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性問題日益严重。例如,Herron & Wilson (2011)通过诊断计量法监测发现,2006—2008年澳大利亚棉蚜田间种群对新烟碱类杀虫剂的抗性逐年加重,至2008年已对啉虫脒、噻虫胺和噻虫嗪分别产生了6.4倍、10倍和22倍的抗性,且这种抗性趋势还在不断发展,到2009—2010年所监测

的澳大利亚棉蚜种群中抗性个体的比例已经高达96%。在美国,2008—2011年的抗药性监测结果表明,棉蚜对噻虫嗪已经产生了高水平抗性,其抗性倍数最高已达562.6倍(Gore et al., 2013)。2012年,在日本宫崎市也发现采自黄瓜和甜椒上的棉蚜种群对吡虫啉、呋虫胺、噻虫胺、噻虫嗪、啉虫脒、啉虫脒和噻虫啉这7种新烟碱类杀虫剂均产生了中等至高等水平的抗性,其中对噻虫胺的抗性水平最高为687倍,对噻虫啉抗性水平最低也达到17倍,而对其余5种新烟碱类杀虫剂的抗性倍数在43~253倍之间(Matsuura & Nakamura, 2014)。同样,在韩国,2012年的抗性监测结果也表明,采自辣椒和黄瓜上的棉蚜对6种新烟碱类杀虫剂均产生了较高水平的抗性,其中对啉虫脒、噻虫胺、吡虫啉和噻虫啉的抗性倍数最高分别达2 682倍、13 756倍、1 542倍和1 393倍(Koo et al., 2014)。以上研究结果表明,棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性十分严重,已成为世界性难题。

表1 棉蚜抗药性现状

Table 1 Status of neonicotinoid insecticide resistance in *Aphis gossypii*

杀虫剂 Insecticide	抗性倍数 Resistance ratio	发生地点 Location	年份 Year	参考文献 Reference
吡虫啉 Imidacloprid	85.2-412.0	中国 China	2018	帕提玛·乌木尔汗等, 2019 Patima et al., 2019
	7.6- >1 215.0	中国 China	2017	Chen et al., 2019a
	1.5- >1 215.0	中国 China	2010—2015	Chen et al., 2017b
	4.3-1 542.9	韩国 South Korea	2011	Koo et al., 2014
	253.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
	18.3-2 207.6	中国 China	2013—2014	张帅等, 2016 Zhang et al., 2016
	22.6-61.1	中国 China	2013—2014	崔丽等, 2016 Cui et al., 2016
	408.5-1 367.3	中国 China	2016	安静杰等, 2018 An et al., 2018
	2.5-15.7	中国 China	2019	Wang et al., 2021
	9.6-32.1	中国 China	2017	党志红等, 2019 Dang et al., 2019
	9.6-38.0	中国 China	2013	张国福等, 2014 Zhang et al., 2014
	13.8-55.0	中国 China	2004—2007	高占林等, 2008 Gao et al., 2008
	23.8-51.6	中国 China	2013—2014	Zhang et al., 2015
	5.0-12.1	中国 China	2017	赵鹏程等, 2018 Zhao et al., 2018
	40.0-97.0	中国 China	2004	Wang et al., 2007
啉虫脒 Acetamiprid	221.0-777.0	中国 China	2018	帕提玛·乌木尔汗等, 2019 Patima et al., 2019
	7.9- >1 777.0	中国 China	2017	Chen et al., 2019a
	185.7-2 682.1	韩国 South Korea	2011	Koo et al., 2014
	104.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
	6.4-9.0	澳大利亚 Australia	2007—2009	Herron & Wilson, 2011
	1.0-17.5	中国 China	2019	Wang et al., 2021
	5.7-25.9	中国 China	2013	张国福等, 2014 Zhang et al., 2014
	6.6-25.8	中国 China	2004—2007	高占林等, 2008 Gao et al., 2008
	13.5-59.2	中国 China	2017	赵鹏程等, 2018 Zhao et al., 2018
	17.0-76.0	中国 China	2004	Wang et al., 2007

续表 1 Continued

杀虫剂	抗性倍数	发生地点	年份	参考文献
Insecticide	Resistance ratio	Location	Year	Reference
噻虫嗪	122.0–1 095.0	中国 China	2018	帕提玛·乌木尔汗等, 2019 Patima et al., 2019
Thiamethoxam	3.3– >471.2	中国 China	2017	Chen et al., 2019a
	8.2–78.7	韩国 South Korea	2011	Koo et al., 2014
	246.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
	8.8–22.0	澳大利亚 Australia	2007–2009	Herron & Wilson, 2011
	0.9–562.6	美国 America	2008–2011	Gore et al., 2013
	18.8–106.3	中国 China	2016	安静杰等, 2018 An et al., 2018
	4.6–18.2	中国 China	2013	张国福等, 2014 Zhang et al., 2014
噻虫胺	3.3–13 756.7	韩国 South Korea	2011	Koo et al., 2014
Clothianidin	687.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
	5.9–10.0	澳大利亚 Australia	2007–2009	Herron & Wilson, 2011
	41.2–67.7	中国 China	2016	安静杰等, 2018 An et al., 2018
	5.5–95.7	中国 China	2017	党志红等, 2019 Dang et al., 2019
	6.4–13.0	中国 China	2013	张国福等, 2014 Zhang et al., 2014
	60.0–1 393.3	韩国 South Korea	2011	Koo et al., 2014
Dinotefuran	199.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
噻虫啉	17.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
Thiacloprid	6.0–7.1	中国 China	2013	张国福等, 2014 Zhang et al., 2014
烯啶虫胺	43.0	日本 Japan	2012	Matsuura & Nakamura, 2014
Nitenpyram	6.4–17.0	中国 China	2013	张国福等, 2014 Zhang et al., 2014
氟啶虫胺胍	2.1–464.3	韩国 South Korea	2011	Koo et al., 2014
Sulfoxaflor	1.1– 11.2	中国 China	2017	Chen et al., 2019a
	1.0–5.9	美国 America	2008–2011	Gore et al., 2013
	140.0–686.8	中国 China	2016	安静杰等, 2018 An et al., 2018
	1.4–3.7	中国 China	2017	赵鹏程等, 2018 Zhao et al., 2018
	27.6–75.9	中国 China	2020	Wang et al., 2021

2.2 国内抗药性现状

国内棉蚜种群对新烟碱类杀虫剂的抗性报道稍晚于国外(表 1)。2004 年, Wang et al.(2007)监测发现采自山东省德州市、菏泽市、聊城市、德州市、泰安市等地的棉蚜田间种群对吡虫啉和啶虫脒分别产生了 40~97 倍和 17~76 倍的抗性。2004—2007 年, 河北省廊坊市、保定市、沧州市等地的棉蚜种群对吡虫啉的抗性均达到了中等至高等水平, 最高抗性倍数达 55 倍; 廊坊市和沧州市棉蚜种群对啶虫脒也产生了低等至中等水平抗性, 抗性倍数最高达 25.8 倍(高占林等, 2008)。2013 年, 张国福等(2014)对采自山东省聊城市、东营市和泰安市的棉蚜种群对 6 种新烟碱类杀虫剂的抗性水平进行监测, 发现山东省棉蚜种群对吡虫啉、啶虫脒、烯啶虫胺、噻虫嗪和噻虫胺均产生了中等水平抗性, 对噻虫啉产生低等水平抗性。2013—2014 年, 邱县、滨州市、西华县的棉蚜种群对吡虫啉的抗性倍数均大于 900 倍, 达到高水平

抗性(张帅等, 2016)。张学涛等(2012)于 2010 年的监测结果表明, 新疆维吾尔自治区(简称新疆)石子市的棉蚜田间种群对啶虫脒产生了高水平抗性, 抗性倍数最高达 270.0 倍。河北省廊坊市、新疆阿克苏、山东省德州市和新疆奎屯市棉蚜种群对吡虫啉分别产生了 22.6 倍、26.3 倍、53.5 倍和 61.1 倍的抗性(崔丽等, 2016)。2018 年, 帕提玛·乌木尔汗等(2019)研究发现, 采自新疆棉区的棉蚜种群对新烟碱类杀虫剂产生了中、高水平的抗性, 其中对吡虫啉、啶虫脒和噻虫嗪的抗性分别为 85.2~412 倍、221~777 倍和 122~1 095 倍。同年, 安静杰等(2018)监测结果表明, 河北省棉蚜种群对吡虫啉、噻虫嗪、噻虫胺均产生了中等至高等水平抗性, 其中对吡虫啉的抗性水平高达 1 367.3 倍。2019 年, 部分采自山东省黄瓜上的瓜蚜(棉蚜)种群对吡虫啉和啶虫脒产生了中等水平抗性, 抗性倍数最高分别达 15.7 倍和 17.5 倍(Wang et al., 2021)。以上结果表明, 我国棉

蚜田间种群对新烟碱类杀虫剂的抗性水平普遍较高,需继续加强抗性治理,以延缓抗性发展,提高新烟碱类杀虫剂对棉蚜的防治效果。

2.3 交互抗性

新烟碱类杀虫剂因其与其他种类杀虫剂无交互抗性而被广泛使用,但越来越多的研究发现新烟碱类杀虫剂之间存在较高的交互抗性风险,值得大家注意(Liao et al., 2018; Jin et al., 2019; Wang et al., 2020)。例如,Chen et al.(2017b)交互抗性测定结果表明,抗吡虫啉棉蚜品系(抗性倍数>1 215倍)对啶虫脒和氟啶虫胺胍具有高达1 776倍和260倍的交互抗性。Wei et al.(2017)发现抗噻虫嗪棉蚜品系对联苯菊酯(11.71倍)、氟氯氰菊酯(17.90倍)、氰戊菊酯(6.85倍)、噻虫胺(6.56倍)、杀扑磷(5.34倍)和高效氯氰菊酯(4.53倍)均存在明显的交互抗性。Zhang et al.(2020)测定结果也表明,抗噻虫嗪瓜蚜(棉蚜)品系(抗性倍数>2 325.6倍)对啶虫脒、呋虫胺、烯啶虫胺和噻虫胺分别具有76.6倍、142.3倍、299.9倍和311.7倍的交互抗性。此外,抗呋虫胺瓜蚜(棉蚜)品系(抗性倍数为74.7倍)对噻虫嗪具有15.3倍的交互抗性(Chen et al., 2020)。

3 棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性机制

棉蚜对新烟碱类杀虫剂产生抗性的机制主要涉及解毒代谢能力的增强和靶标敏感性的下降(表2),下面将主要从细胞色素P450、谷胱甘肽S-转移酶等介导的代谢抗性和靶标抗性2方面进行论述。

3.1 代谢抗性

3.1.1 细胞色素P450介导的抗药性

细胞色素P450是生物体内最重要的解毒代谢酶,在害虫抗药性产生过程中具有非常重要的作用。作为多功能氧化酶系的主要组成部分,细胞色素P450对杀虫剂的代谢能力直接影响昆虫对杀虫剂的耐受性。P450介导的杀虫剂代谢解毒作用是许多害虫对杀虫剂产生抗性的重要机制(Scott, 1999; Li et al., 2007; Liu et al., 2015)。目前已知棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性大多与P450介导的解毒代谢增强有关(Ma et al., 2019b; Chen et al., 2020)。例如,石绪根(2013)通过增效剂试验和酶活性测定试验,发现多功能氧化酶在棉蚜对吡虫啉的抗性中起着重要作用。郭天凤等(2014)同样发现多功能氧化酶与棉蚜对吡虫啉和啶虫脒的抗性密切相关。Wu et al.(2018)通过对P450基因表达量的分析发现,CYP3家族P450基因的上调表达可能是棉蚜

对噻虫嗪产生抗性的主要原因。同样,CYP6CY14、CYP6DC1和CYP6CZ1等P450基因的过表达是棉蚜对啶虫脒产生代谢抗性的重要机制(Ullah et al., 2020),CYP6CY14、CYP6CY22和CYP6UN1的过表达在棉蚜对呋虫胺产生抗性过程中起重要作用(Chen et al., 2020)。此外,Hirata et al.(2017b)通过S2细胞真核表达在新烟碱类杀虫剂抗性品系中显著上调表达的CYP6CY22和CYP6CY13基因,并进行体外代谢试验,发现棉蚜P450能够快速代谢吡虫啉、啶虫脒、噻虫啉等新烟碱类杀虫剂,证实了P450基因过表达是介导棉蚜对新烟碱类杀虫剂产生代谢抗性的重要机制。

3.1.2 羧酸酯酶介导的抗药性

羧酸酯酶作为另外一种十分重要的解毒酶,能够催化水解含羧基酯键、酰胺键和硫酯键的化合物。许多用于棉蚜防治的化学杀虫剂,如有机磷类、氨基甲酸酯类、拟除虫菊酯类等杀虫剂,其分子结构中都含有酯键,因此,羧酸酯酶代谢能力的增强也是棉蚜抗药性产生的重要机制之一。已有研究表明,羧酸酯酶活性(以 α NA为底物)在棉蚜吡虫啉抗性品系中均显著高于敏感品系,推测其与棉蚜对吡虫啉的抗性有关(Wang et al., 2002; 潘文亮等, 2003)。杨焕青等(2009)研究发现,对吡虫啉产生24.38倍抗性的棉蚜品系的羧酸酯酶比活力是敏感品系的2.73倍,史晓斌等(2011)也发现吡虫啉抗性棉蚜品系的羧酸酯酶比活力是敏感品系的2.87倍,说明棉蚜对吡虫啉的抗性产生与羧酸酯酶解毒能力的升高有关。崔丽等(2016)对田间棉蚜抗性品系的酶活性测定结果表明,对吡虫啉产生中等水平抗性的棉蚜田间种群(阿克苏种群和奎屯种群)羧酸酯酶的比活力分别是敏感种群的1.6倍和1.7倍,说明羧酸酯酶活力的升高与棉蚜对吡虫啉的抗性形成有关。值得注意的是,新烟碱类药剂的化学结构中不含酯键,那么羧酸酯酶如果作为吡虫啉的抗性机制的话仅有一种可能性,即作为结合蛋白起作用。但是上述研究报道仅是一个相关性,并没证明作为结合蛋白的作用。因此,羧酸酯酶介导棉蚜对新烟碱类杀虫剂抗性的分子机制并不明确。

3.1.3 谷胱甘肽S-转移酶介导的抗药性

谷胱甘肽S-转移酶催化谷胱甘肽结合反应最开始的步骤,是该反应的关键酶,催化亲核性(还原性)的谷胱甘肽与不同种类亲电子外源化合物发生反应,使还原性谷胱甘肽与有害亲电子基团结合并排出体外,起到解毒代谢的作用。以谷胱甘肽为介质

的代谢,主要有2种,第1种是以还原型谷胱甘肽作为催化剂的代谢反应,第2种是还原型谷胱甘肽与底物直接结合的代谢反应。有研究表明谷胱甘肽S-转移酶与棉蚜对新烟碱类杀虫剂抗性相关,例如,潘文亮等(2003)通过酶活性测定试验证实谷胱甘肽S-转移酶活力增强在棉蚜对吡虫啉的抗性中起重要作用。杨焕青等(2009)研究也发现,抗吡虫啉棉蚜品系谷胱甘肽S-转移酶的比活力是敏感品系的1.57倍,说明谷胱甘肽S-转移酶比活力的提高是引起棉蚜对吡虫啉产生抗性的重要原因之一。崔丽等(2016)认为,我国新疆阿克苏地区和奎屯市的棉蚜田间种群对吡虫啉的抗性与谷胱甘肽S-转移酶活性的增强相关。

3.1.4 UDP-葡萄糖基转移酶介导的抗药性

UDP-葡萄糖基转移酶(UDP-glycosyltransferase, UGT)是一种重要的II相代谢酶,能够催化多种内源和外源物质与葡萄糖醛酸结合,在昆虫内源和外源化合物的解毒代谢中具有重要作用(Bock, 2016; Chen et al., 2019b; Meech et al., 2019)。近年来,有研究表明UGT在害虫中起非常重要的解毒代谢作用,参与害虫对防治药剂的抗性形成。例如, Li et al. (2018)研究发现UGT在小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 对氯虫苯甲酰胺抗性形成中起着重要作用。在棉蚜中,UGT也被发现在棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性产生过程中起着重要的解毒代谢作用(Pan et al., 2018; Chen et al., 2019a, b; Ma et al., 2021)。例如,在棉蚜对噻虫嗪抗性品系中有13个UGT基因显著上调表达,且RNAi沉默 *UGT348A2*、*UGT344B4* 和 *UGT344J2* 这3个UGT基因表达均能显著提高抗性棉蚜对噻虫嗪的敏感性,说明UGT基因的过量表达与棉蚜对噻虫嗪的抗性相关(Pan et al., 2018)。Chen et al. (2019a, b) 研究发现,在棉蚜吡虫啉抗性品系中 *UGT343A4*、*UGT344B4*、*UGT344C7* 等多个UGT基因显著上调表达,且在蛋白水平上 *UGT344A16*、*UGT344B4*、*UGT344C7* 和 *UGT344N4* 的表达水平也显著高于敏感品系,进一步RNAi沉默 *UGT344B4* 和 *UGT344C7* 的表达能够显著提高吡虫啉抗性品系棉蚜对吡虫啉的敏感性,证实 *UGT344B4* 和 *UGT344C7* 的过量表达与棉蚜对吡虫啉的抗性有关。Ma et al. (2021) 在棉蚜对氟啶虫胺胍抗性机制研究中也发现, *UGT344B4*、*UGT344C5*、*UGT344A11* 等7个UGT基因在棉蚜氟啶虫胺胍抗性品系中显著上调表达,而RNAi沉默4个UGT344亚家族基因(*UGT344B4*、*UGT344C5*、

UGT344A11 和 *UGT344L2*) 均能够显著提高棉蚜对氟啶虫胺胍的敏感性,说明多个UGT基因的过表达也是棉蚜对氟啶虫胺胍产生代谢抗性的重要原因之一。

3.1.5 ABC转运蛋白介导的抗药性

Pan et al. (2020) 研究发现,与敏感品系相比,棉蚜对噻虫嗪抗性品系中多个ABC转运蛋白基因显著上调表达,且抑制过表达的ABC转运蛋白基因 *ABCA2*、*ABCD1*、*ABCD2*、*ABCE1* 和 *ABCG15* 能够显著提高抗性棉蚜对噻虫嗪的敏感性,说明棉蚜对噻虫嗪的抗性与ABC转运蛋白有关。类似地, Wang et al. (2021) 通过比较室内敏感品系和氟啶虫胺胍抗性品系ABC转运蛋白基因的表达差异,发现 *ABCA1*、*ABCA2*、*ABCB1* 等10个ABC转运蛋白基因在抗性品系中显著上调表达,且RNA干扰 *ABCA1* 和 *ABCD1* 两个基因显著提高了抗性棉蚜对氟啶虫胺胍的敏感性,说明ABC转运蛋白基因的上调表达也参与了棉蚜对氟啶虫胺胍的抗性形成。

3.2 靶标抗性

分子靶标抗性变异是害虫产生抗药性的重要机制(汤秋玲等, 2016)。新烟碱类杀虫剂的作用靶标是烟碱型乙酰胆碱受体(Liu et al., 2005; Bass et al., 2011), 因此, nAChR靶标位点突变是棉蚜对新烟碱类杀虫剂产生抗性的重要机制(Kim et al., 2015; Chen et al., 2017b; Hirata et al., 2017a)。Koo et al. (2014) 研究发现棉蚜烟碱型乙酰胆碱受体 $\beta 1$ 亚基环D区的R81T突变是其对吡虫啉产生抗性的重要机制,且体外试验证实R81T突变介导的靶标敏感性下降与棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性直接相关(Hirata et al., 2017a)。Kim et al. (2015) 在棉蚜吡虫啉抗性品系中检测到L80S和R81T突变,也证实其与吡虫啉抗性相关。Zhang et al. (2015) 采用实时荧光定量特异性等位基因PCR(real-time PCR amplification of specific-allele, RT-PASA)技术检测发现,采自廊坊市和德州市的田间吡虫啉抗性棉蚜种群中存在R81T突变个体,而崔丽等(2016)通过对我国田间棉蚜种群的突变检测也发现, nAChR $\beta 1$ 亚基的R81T突变与棉蚜对吡虫啉的抗性相关。Chen et al. (2017b) 在室内筛选的吡虫啉高抗品系(抗性倍数>1 215倍)的 $\beta 1$ 亚基上同时检测到了R81T、V62I和K264E三个位点突变,其中V62I和K264E突变为首次发现,V62I位于Loop D前翼序列,而K264E位于跨膜区域TM1和TM2之间,进一步对田间种群的检测结果也证实这3个位点突变均与棉蚜对吡虫啉的抗性相关,说明nAChR靶标突变是棉蚜对吡虫啉产

生抗性的关键原因。此外,Munkhbayar et al.(2021)和Wang et al.(2021)通过对采自我国新疆和山东省的棉蚜田间种群的突变检测也发现nAChR $\beta 1$ 亚基上 R81T 和 K264E 突变与棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性有关。

此外,nAChR 受体基因低水平表达可能也在棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性形成中发挥着重要作用(Chen et al., 2017b; Wei et al., 2017)。例如,比较吡虫啉抗性和敏感品系 nAChR $\beta 1$ 亚基的表达量,发

现其表达量在棉蚜吡虫啉抗性品系中显著下调,说明其低水平表达与棉蚜对吡虫啉的抗性形成有关(Chen et al., 2017b)。同样,在棉蚜噻虫嗪抗性品系中,在nAChR 各亚基中均未检测到靶标位点突变,但其 $\alpha 1$ 、 $\alpha 4-1$ 、 $\alpha 4-2$ 、 $\alpha 5$ 及 $\alpha 7$ 亚基在转录水平上分别下调表达 3.32 倍、1.60 倍、2.05 倍、5.41 倍和 1.48 倍,说明棉蚜 $\alpha 1$ 、 $\alpha 4-1$ 、 $\alpha 4-2$ 、 $\alpha 5$ 和 $\alpha 7$ 亚基的下调表达可能在棉蚜对噻虫嗪的抗性形成中起着一定作用(Wei et al., 2017)。

表 2 棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性机制
Table 2 Resistance mechanisms of *Aphis gossypii* to neonicotinoid insecticides

杀虫剂 Insecticide	抗性机制 Resistance mechanism	参考文献 Reference
吡虫啉 Imidacloprid	靶标突变及 $\beta 1$ 亚基表达量下调;UGT 基因过量表达;多功能氧化酶、羧酸酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶活力的升高 Point mutations and low expression levels of the nicotinic acetylcholine receptor $\beta 1$ subunit gene; overexpression of UGT genes; Increased enzyme activities of MFO, CarE, and GST	杨焕青等, 2009; 史晓斌等, 2011; 崔丽等, 2016; Koo et al., 2014; Chen et al., 2017b; 2019b; Munkhbayar et al., 2020 Yang et al., 2009; Shi et al., 2011; Cui et al., 2016; Koo et al., 2014; Chen et al., 2017b; 2019b; Munkhbayar et al., 2020
啉虫脒 Acetamiprid	P450 基因过量表达 Overexpression of cytochrome P450 genes	Ullah et al., 2020
噻虫嗪 Thiamethoxam	P450 基因和 ABC 转运蛋白基因过量表达 Overexpression of cytochrome P450 genes and ATP-binding cassette transporters genes	Wu et al., 2018; Pan et al., 2020
呋虫胺 Dinotefuran	P450 基因过量表达 Overexpression of cytochrome P450 genes	Chen et al., 2020
氟啍虫胺脒 Sulfoxaflor	P450 基因和 UGT 基因过量表达 Overexpression of cytochrome P450 genes and UGT genes	Ma et al., 2019b; 2021

4 棉蚜抗性治理策略

Georghiou & Saito(1983)从化学药剂使用的角度提出了害虫抗药性治理的 3 种策略,即适度治理、饱和治理和多向进攻治理。适度治理主要通过降低杀虫药剂的选择压力,延缓抗性发展。具体措施包括采用低剂量用药,保留一定比例的敏感基因型,减少施药次数,选用残效期短的化合物,避免使用缓释剂,主要针对成虫施药,尽量局部而不是大面积施药,人为设置一定的庇护区,提高施药害虫种群阈值等。和适度治理相反,饱和治理的目的是尽可能的提高选择压,消除抗性杂合子中的抗性等位基因,延缓抗性发展。其主要措施是通过高剂量用药,杀死大多数杂合子,使抗性功能隐性化。多向进攻治理主要是根据毒物对生物的多位点作用,使靶标不易产生抗性,一般通过杀虫药剂的轮用、混用以及分区施药来延缓抗性发展。针对棉蚜抗性严重的特点,建议采取以下几种措施,尽量延缓棉蚜的抗性发展。

4.1 加强田间种群抗药性动态监测

抗药性监测是制定害虫抗药性治理策略和精准选药的关键,要综合利用各种抗药性检测技术,系统测定棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性发生频率和抗性水平的时空变化,了解其抗性发生和发展的规律。为尽量延长新杀虫剂的使用寿命,应该从其开始应用之时就制定抗性监测计划,并持续进行监测(高希武等,2012)。同时,利用现代分子生物学技术,调查棉蚜对新烟碱类杀虫剂抗性形成的相关基因资源,了解抗性相关基因的种类、频率及其分布。根据抗性监测结果,制定抗性治理策略,指导田间科学用药,延缓棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性发展,延长杀虫剂的使用寿命。

4.2 合理选择混用和轮用杀虫剂组合

抗性治理中的药剂混用是利用一组具有独立作用机制的化合物,形成多位点作用,其中任何一种化合物对昆虫的选择压力都低于抗性发展的要求,因而不会引发抗性的产生。杀虫剂混用防治害虫时,一种组分不能杀死的个体可能被另一组分杀死,因

为对所有杀虫剂都具有抗性的个体几乎不存在。杀虫剂混用作为克服或延缓抗性发展的措施需注意以下几点:(1)混用的各组分的作用机制应彼此不同,如果作用机制相同,则害虫很可能对混剂中的各组分产生交互抗性,反而促进了抗性发展;(2)害虫对混用的每一组分的抗性机制应该不同,即害虫对混用各组分的抗性机制不同;(3)混用的各组分的残效期应基本相等,如果混用的组分之一残效期明显长于其他组分,将会造成选择压力不平衡,失去混用的意义。

杀虫剂轮用的主要依据是害虫抗药性是在杀虫剂存在条件下“瞬间进化”的结果,但抗性个体在对杀虫剂产生抗性的同时往往会产生适合度代价,如发育期延长、生殖力下降、个体变小、体重减轻等;当产生抗性的“瞬间进化”条件(杀虫剂的选择压力)消失时,抗性个体因为生物学上的劣势而逐渐被淘汰,在种群中的频率下降,最终抗性种群对药剂的敏感度会恢复。进行杀虫剂轮用时要注意:最好选择具有负交互抗性的药剂,以形成反选择作用,有效延缓或阻止害虫抗药性的发生;选用作用机制不同的药剂进行轮用,避免形成交互抗性;设置合理的轮用间隔期,这是杀虫剂轮用能否成功的关键,轮用间隔期一定要足以使昆虫种群对上一次所使用药剂的抗性得到恢复;杀虫剂的轮用同样也应该在药剂开始应用的早期就实施(高希武等,2012)。例如,在棉蚜田间防治过程中可以轮换使用对棉蚜防控效果较好,且与新烟碱类杀虫剂无交互抗性的新型杀虫剂双丙环虫酯,以延缓棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性发展。

4.3 合理使用增效剂

增效剂是一类本身对害虫没有生物活性或活性较低的化合物,但其与杀虫剂联合使用后会使杀虫剂的毒力显著增强。增效剂可以通过抑制相关解毒代谢酶的活性,消除因代谢抗性机制产生的抗性,从而达到提高药效,减少用药量,延缓抗性发展的目的(汤秋玲等,2016)。代谢抗性是新烟碱类杀虫剂产生抗性的重要原因,因此合理使用增效剂能够在一定程度上延缓棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性发展。例如,郭天凤等(2014)发现,增效醚(piperonyl butoxide, PBO)和三苯基磷酸酯(triphenyl phosphate, TPP)能够显著提高棉蚜对吡虫啉和啉虫脒的敏感性;Chen et al.(2020)研究表明,PBO和TPP两种增效剂能够显著提高棉蚜对呋虫胺的毒力。因此,尽管PBO和TPP可能不能直接作为增效剂使用,但是这些研究结果表明通过合理使用增效剂可

以达到提高新烟碱类杀虫剂对棉蚜的防治效果,减少用药次数,降低选择压力的目的。

4.4 充分利用各种防治措施实现综合防治

棉蚜具有繁殖速度快、种群数量大、适应性强的特点,能快速适应防治药剂并产生抗性,在田间棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性发展十分迅速。因此,要从根本上解决棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性,需要大力开发和利用农业防治、生物防治等环境友好型控制策略,根据综合防治的理念对其进行综合防治。尽量降低棉蚜种群数量,减少棉蚜暴发成灾的可能,降低对化学农药的依赖性。

5 展望

目前绝大多数研究仅能证明P450、UGT等代谢酶解毒代谢增强与棉蚜对新烟碱类杀虫剂抗性的相关性,直接的代谢试验证据还比较少,仅个别基因的表达产物完成了代谢试验(Hirata et al., 2017b),因此还需加强对其直接代谢作用的研究。此外,目前虽有P450等抗性相关基因过表达分子调控机制的报道(Li et al., 2018; Ma et al., 2019a),但棉蚜对新烟碱类杀虫剂抗性形成的相关基因过表达分子调控机制还较少,仍需加强相关研究。

尽管近年来有双丙环虫酯、氟啶虫胺脒等新型杀虫剂应用于棉蚜的田间防治,但新烟碱类杀虫剂仍是我国目前棉蚜防治中应用最多的一类杀虫剂。因此,棉蚜对吡虫啉、啉虫脒等新烟碱类杀虫剂的抗性仍不容忽视,需要继续对其抗药性机理进行深入研究。在棉蚜田间防治和抗药性治理过程中,要持续监测棉蚜田间种群的抗药性现状,并根据抗药性监测结果,制定合理的抗药性治理策略,科学指导田间用药,提高田间防治效果。同时,要根据棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性机制,在充分利用现有防治药剂的基础上,结合农业防治、物理防治和生物防治等综合防治方法,尽量降低新烟碱类杀虫剂对棉蚜的选择压,以延缓抗性发展,达到对棉蚜进行持续防控的目的。

参 考 文 献 (References)

- An JJ, Dang ZH, Gao ZL, Lü HY, Peng JH, Pan WL, Li YF. 2018. Sensitivity baseline and resistance of Hebei *Aphis gossypii* Glover population to neonicotinoid insecticides. *Journal of Hebei Agricultural University*, 41(4): 112–116 (in Chinese) [安静杰, 党志红, 高占林, 吕海英, 彭建红, 潘文亮, 李耀发. 2018. 河北省棉蚜对新烟碱类杀虫剂敏感基线及抗药性水平. *河北农业大学学报*, 41(4): 112–116]

- Bass C, Denholm I, Williamson MS, Nauen R. 2015. The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121: 78–87
- Bass C, Field LM. 2018. Neonicotinoids. *Current Biology*, 28: 772–773
- Bass C, Puinean AM, Andrews M, Cutler P, Daniels M, Elias J, Paul VL, Crossthwaite AJ, Denholm I, Field LM, et al. 2011. Mutation of a nicotinic acetylcholine receptor β subunit is associated with resistance to neonicotinoid insecticides in the aphid *Myzus persicae*. *BMC Neuroscience*, 12: 51
- Blackman RL, Eastop VF. 1984. Aphids on the world's crops: an identification guide. New York: John Wiley and Sons
- Bock KW. 2016. The UDP-glycosyltransferase (UGT) superfamily expressed in humans, insects and plants: animal-plant arms-race and co-evolution. *Biochemical Pharmacology*, 99: 11–17
- Carletto J, Martin T, Vanlerberghe-Masutti F, Brevault T. 2010. Insecticide resistance traits differ among and within host races in *Aphis gossypii*. *Pest Management Science*, 66: 301–307
- Casida JE. 2018. Neonicotinoids and other insect nicotinic receptor competitive modulators: progress and prospects. *Annual Review of Entomology*, 63: 125–144
- Chen AQ, Zhang HH, Shan TS, Shi, XY, Gao XW. 2020. The overexpression of three cytochrome P450 genes *CYP6CY14*, *CYP6CY22* and *CYP6UNI* contributed to metabolic resistance to dinotefuran in melon/cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 167: 104601
- Chen J, Bai YL. 2021. Overview on R & D of diamide insecticides and their registrations in China. *World Pesticide*, 43(3): 22–34 (in Chinese) [陈鹃, 柏亚罗. 2021. 双酰胺类杀虫剂的研发概况及在中国的登记情况. *世界农药*, 43(3): 22–34]
- Chen XW, Li F, Chen AQ, Ma KS, Liang PZ, Liu Y, Song DL, Gao XW. 2017b. Both point mutations and low expression levels of the nicotinic acetylcholine receptor β 1 subunit are associated with imidacloprid resistance in an *Aphis gossypii* (Glover) population from a Bt cotton field in China. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 141: 1–8
- Chen XW, Tang CY, Ma KS, Xia J, Song DL, Gao XW. 2019a. Overexpression of UDP-glycosyltransferase potentially involved in insecticide resistance in *Aphis gossypii* Glover collected from Bt cotton fields in China. *Pest Management Science*, 76: 1371–1377
- Chen XW, Tie MY, Chen AQ, Ma KS, Li F, Liang PZ, Liu Y, Song DL, Gao XW. 2017a. Pyrethroid resistance associated with M918L mutation and detoxifying metabolism in *Aphis gossypii* from Bt cotton growing regions of China. *Pest Management Science*, 73: 2353–2359
- Chen XW, Xia J, Shang QL, Song DL, Gao XW. 2019b. UDP-glucosyltransferases potentially contribute to imidacloprid resistance in *Aphis gossypii* Glover based on transcriptomic and proteomic analyses. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 159: 98–106
- Cui L, Zhang J, Qi HL, Wang QQ, Lu YH, Rui CH. 2016. Monitoring and mechanisms of imidacloprid resistance in *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) in the main cotton production areas of China. *Acta Entomologica Sinica*, 59(11): 1246–1253 (in Chinese) [崔丽, 张靖, 齐浩亮, 王芹芹, 陆宴辉, 芮昌辉. 2016. 我国棉花主产区棉蚜对吡虫啉的抗性监测及抗性机理. *昆虫学报*, 59(11): 1246–1253]
- Dang ZH, An JJ, Gao ZL, Peng JH, Pan WL, Li YF. 2019. Fitness and resistance of different *Aphis gossypii* populations in Hebei to six pesticides. *Plant Protection*, 45(3): 111–114 (in Chinese) [党志红, 安静杰, 高占林, 彭建红, 潘文亮, 李耀发. 2019. 河北省不同地区棉蚜种群对6种杀虫剂抗药性与种群适合度. *植物保护*, 45(3): 111–114]
- Elbert A, Haas M, Springer B, Thielert W, Nauen R. 2008. Applied aspects of neonicotinoid uses in crop protection. *Pest Management Science*, 64: 1099–1105
- Fan YJ, Li F, Mohammed AAH, Yi XQ, Zhang M, Desneux N, Gao XW. 2018. The damage risk evaluation of *Aphis gossypii* on wheat by host shift and fitness comparison in wheat and cotton. *Journal of Integrative Agriculture*, 17: 631–639
- Gao XW. 2012. Molecular mechanisms and management strategies of pest resistance to insecticides. Beijing: Science Press, pp. 231–239 (in Chinese) [高希武. 2012. 害虫抗药性分子机制与治理策略. 北京: 科学出版社, pp. 231–239]
- Gao XW, Zheng BZ. 1990. Biochemical methods for detecting and monitoring insecticides resistance in melon-cotton aphid. *Journal of Plant Protection*, 17(4): 373–377 (in Chinese) [高希武, 郑炳宗. 1990. 生物化学法监测瓜-棉蚜田间种群的抗药性. *植物保护学报*, 17(4): 373–377]
- Gao ZL, Li YF, Dang Z, Pan WL. 2008. A study on the development of *Aphis gossypii* resistance to imidacloprid etc. in the different areas of Hebei Province. *Journal of Hebei Agricultural University*, 31(3): 81–84 (in Chinese) [高占林, 李耀发, 党志红, 潘文亮. 2008. 河北省不同地区棉蚜对吡虫啉等杀虫剂抗药性发展动态研究. *河北农业大学学报*, 31(3): 81–84]
- Georgiou GP, Saito T. 1983. Pest resistance to pesticides. Boston: Springer
- Gore J, Cook D, Catchot A, Leonard BR, Stewart SD, Lorenz G, Kerns D. 2013. Cotton aphid (Heteroptera: Aphididae) susceptibility to commercial and experimental insecticides in the southern United States. *Journal of Economic Entomology*, 106: 1430–1439
- Guo TF, Shi XY, Gao XW, Liu XN. 2014. Study on the activity of the detoxification enzymes and synergist synergism of cotton aphid (*Aphis gossypii*) on imidacloprid, acetamiprid different strains. *Journal of Environmental Entomology*, 36(3): 388–394 (in Chinese) [郭天凤, 史雪岩, 高希武, 刘晓宁. 2014. 棉蚜吡虫啉、啶虫脒不同品系解毒酶活性测定和增效剂作用的研究. *环境昆虫学报*, 36(3): 388–394]
- Herron GA, Wilson LJ. 2011. Neonicotinoid resistance in *Aphis gossypii* Glover (Aphididae: Hemiptera) from Australian cotton. *Australian Journal of Entomology*, 50: 93–98
- Hirata K, Jouraku A, Kuwazaki S, Kanazawa J, Iwasa T. 2017a. The R81T mutation in the nicotinic acetylcholine receptor of *Aphis gossypii* is associated with neonicotinoid insecticide resistance with differential effects for cyano- and nitro-substituted neonicotinoids. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 143: 57–65

- Hirata K, Jouraku A, Kuwazaki S, Shimomura H, Iwasa T. 2017b. Studies on *Aphis gossypii* cytochrome P450s *CYP6CY22* and *CYP6CY13* using an in vitro system. *Journal of Pesticide Science*, 42: 97–104
- Jactel H, Verheggen F, Thiery D, Escobar-Gutierrez AJ, Gachet E, Desneux N, Neonicotinoids Working G. 2019. Alternatives to neonicotinoids. *Environment International*, 129: 423–429
- Jin RH, Mao KK, Liao X, Xu PF, Li Z, Ali E, Wan H, Li JH. 2019. Overexpression of *CYP6ER1* associated with clothianidin resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 154: 39–45
- Kim JI, Kwon M, Kim GH, Kim SY, Lee SH. 2015. Two mutations in nAChR beta subunit is associated with imidacloprid resistance in the *Aphis gossypii*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18: 291–296
- Koo HN, An JJ, Park SE, Kim JI, Kim GH. 2014. Regional susceptibilities to 12 insecticides of melon and cotton aphid, *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) and a point mutation associated with imidacloprid resistance. *Crop Protection*, 55: 91–97
- Li F, Ma KS, Chen XW, Zhou JJ, Gao XW. 2018. The regulation of three new members of the cytochrome P450 CYP6 family and their promoters in the cotton aphid *Aphis gossypii* by plant allelochemicals. *Pest Management Science*, 75: 152–159
- Li XC, Schuler MA, Berenbaum MR. 2007. Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics. *Annual Review of Entomology*, 52: 231–253
- Li XX, Shi HY, Gao XW, Liang P. 2018. Characterization of UDP-glucuronosyltransferase genes and their possible roles in multi-insecticide resistance in *Plutella xylostella* (L.). *Pest Management Science*, 74: 695–704
- Li ZQ, Zhang S, Luo JY, Wang CY, Lv LM, Dong SL, Cui JJ. 2013. Ecological adaption analysis of the cotton aphid (*Aphis gossypii*) in different phenotypes by transcriptome comparison. *PLoS ONE*, 8: e83180
- Liang Y, Zhang S, Shao ZR, Gao XW. 2013. Insecticide resistance in and chemical control of the cotton aphid, *Aphis gossypii* (Glover). *Plant Protection*, 39(5): 70–80 (in Chinese) [梁彦, 张帅, 邵振润, 高希武. 2013. 棉蚜抗药性及其化学防治. *植物保护*, 39(5): 70–80]
- Liao X, Jin RH, Zhang XL, Ali E, Mao KK, Xu PF, Li JH, Wan H. 2018. Characterization of sulfoxaflor resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Pest Management Science*, 75: 1646–1654
- Liu NN, Li M, Gong YH, Liu F, Li T. 2015. Cytochrome P450s - their expression, regulation, and role in insecticide resistance. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 120: 77–81
- Liu ZW, Williamson MS, Lansdell SJ, Denholm I, Han ZJ, Millar NS. 2005. A nicotinic acetylcholine receptor mutation conferring target-site resistance to imidacloprid in *Nilaparvata lugens* (brown planthopper). *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 102: 8420–8425
- Lv NN, Ma KS, Li R, Liang PZ, Liang P, Gao XW. 2021. Sublethal and lethal effects of the imidacloprid on the metabolic characteristics based on high-throughput non-targeted metabolomics in *Aphis gossypii* Glover. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 212: 111969
- Ma KS, Li F, Liu Y, Liang PZ, Chen XW, Gao XW. 2017. Identification of microRNAs and their response to the stress of plant allelochemicals in *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae). *BMC Molecular Biology*, 18: 5
- Ma KS, Li F, Tang QL, Liang PZ, Liu Y, Zhang BZ, Gao XW. 2019a. *CYP4CJ1*-mediated gossypol and tannic acid tolerance in *Aphis gossypii* Glover. *Chemosphere*, 219: 961–970
- Ma KS, Tang QL, Liang PZ, Li J, Gao XW. 2021. UDP-glycosyltransferases from the UGT344 family are involved in sulfoxaflor resistance in *Aphis gossypii* Glover. *Insects*, 12: 356
- Ma KS, Tang QL, Zhang BZ, Liang PZ, Wang BM, Gao XW. 2019b. Overexpression of multiple cytochrome P450 genes associated with sulfoxaflor resistance in *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 157: 204–210
- Matsuura A, Nakamura M. 2014. Development of neonicotinoid resistance in the cotton aphid *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 49: 535–540
- Meech R, Hu DG, McKinnon RA, Mubarak SN, Haines AZ, Nair PC, Rowland A, Mackenzie PI. 2019. The UDP-glycosyltransferase (UGT) superfamily: new members, new functions, and novel paradigms. *Physiological Reviews*, 99: 1153–1222
- Munkhbayar O, Liu N, Li M, Qiu XH. 2020. First report of voltage-gated sodium channel M918V and molecular diagnostics of nicotinic acetylcholine receptor R81T in the cotton aphid. *Journal of Applied Entomology*, 14: 261–269
- Nauen R, Denholm I. 2005. Resistance of insect pests to neonicotinoid insecticides: current status and future prospects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 58: 200–215
- Nauen R, Elbert A. 2003. European monitoring of resistance to insecticides in *Myzus persicae* and *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) with special reference to imidacloprid. *Bulletin of Entomological Research*, 93: 47–54
- Pan WL, Dang ZH, Gao ZL. 2003. Comparison of activities of detoxic enzymes in the imidacloprid-resistant and susceptible strains of the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *Acta Entomologica Sinica*, 46(6): 793–796 (in Chinese) [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]
- Pan YO, Tian FY, Wei X, Wu YQ, Gao XW, Xi JH, Shang QL. 2018. Thiamethoxam resistance in *Aphis gossypii* Glover relies on multiple UDP-glucuronosyltransferases. *Frontiers in Physiology*, 9: 322
- Pan YO, Zeng XC, Wen SY, Gao XW, Liu XM, Tian FY, Shang QL. 2020. Multiple ATP-binding cassette transporters genes are involved in thiamethoxam resistance in *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 167: 104558
- Patima W, Guo PP, Ma SJ, Gao XW, Zhang LJ, Zhang S, Ma DY. 2019. Resistance of different field populations of *Aphis gossypii* to ten insecticides in Xinjiang. *Crop Protection*, 45(6): 273–278 (in Chinese)

- nese) [帕提玛·乌木尔汗, 郭佩佩, 马少军, 高希武, 张连俊, 张帅, 马德英. 2019. 新疆地区棉蚜田间种群对10种杀虫剂的抗性. 植物保护, 45(6): 273–278]
- Scott JG. 1999. Cytochromes P450 and insecticide resistance. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 29: 757–777
- Shi XG. 2012. Studys on the mechanisms of imidacloprid resistance in cotton aphid, *Aphis gossypii* (Glover). Ph. D thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [石绪根. 2013. 棉蚜对吡虫啉抗性机理的研究. 博士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Shi XB, Shi XG, Wang HY, Xia XM, Wang KY. 2011. Cross-resistance of the imidacloprid-resistant population of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) to other neonicotinoid insecticides and changes in activities of related enzymes. *Acta Entomologica Sinica*, 54(9): 1027–1033 (in Chinese) [史晓斌, 石绪根, 王红艳, 夏晓明, 王开运. 2011. 抗吡虫啉棉蚜对其他新烟碱类药剂的交互抗性及相关酶的活性变化. 昆虫学报, 54(9): 1027–1033]
- Tang QL, Ma KS, Gao XW. 2016. Current status and management strategies of insecticide resistance in aphids on the vegetable crops. *Plant Protection*, 42(6): 11–20 (in Chinese) [汤秋玲, 马康生, 高希武. 2016. 蔬菜蚜虫抗药性现状及抗性治理策略. 植物保护, 42(6): 11–20]
- Ullah F, Gul H, Tariq K, Desneux N, Gao XW, Song DL. 2020. Functional analysis of cytochrome P450 genes linked with acetamiprid resistance in melon aphid, *Aphis gossypii*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 170: 104687
- Wang KY, Guo QL, Xia XM, Wang HY, Liu TX. 2007. Resistance of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) to selected insecticides on cotton from five cotton production regions in Shandong, China. *Journal of Pesticide Science*, 32: 372–378
- Wang KY, Liu TX, Yu CH, Jiang XY, Yi MQ. 2002. Resistance of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) to fenvalerate and imidacloprid and activities of detoxification enzymes on cotton and cucumber. *Journal of Economic Entomology*, 95: 407–413
- Wang L, Zhu JS, Cui L, Wang QQ, Huang WL, Ji XJ, Yang QJ, Rui C. 2021. Overexpression of ATP-binding cassette transporters associated with sulfoxaflo resistance in *Aphis gossypii* Glover. *Pest Management Science*, 77: 4064–4072
- Wang R, Wang JD, Zhang JS, Che WN, Feng HL, Luo C. 2020. Characterization of flupyradifurone resistance in the whitefly *Bemisia tabaci* Mediterranean (Q biotype). *Pest Management Science*, 76: 4286–4292
- Wang SY, Qi YF, Desneux N, Shi XY, Biondi A, Gao XW. 2016. Sublethal and transgenerational effects of short-term and chronic exposures to the neonicotinoid nitenpyram on the cotton aphid *Aphis gossypii*. *Journal of Pest Science*, 90: 389–396
- Wang ZJ, Liang CR, Shang ZY, Yu QT, Xue CB. 2021. Insecticide resistance and resistance mechanisms in the melon aphid, *Aphis gossypii*, in Shandong, China. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 172: 104768
- Wei X, Pan YO, Xin XC, Zheng C, Gao XW, Xi JH, Shang QL. 2017. Cross-resistance pattern and basis of resistance in a thiamethoxam-resistant strain of *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 138: 91–96
- Wu YQ, Xu HF, Pan YO, Gao XW, Xi JH, Zhang JH, Shang QL. 2018. Expression profile changes of cytochrome P450 genes between thiamethoxam susceptible and resistant strains of *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 149: 1–7
- Yang HQ, Wang KY, Wang YH, Shi XB, Niu F. 2009. Cross-resistance of the imidacloprid-resistant population of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) to pymetrozine and other three pesticides and the effects of pesticide application on its biological characteristics. *Acta Entomologica Sinica*, 52(2): 175–182 (in Chinese) [杨焕青, 王开运, 王红艳, 史晓斌, 牛芳. 2009. 抗吡虫啉棉蚜种群对吡蚜酮等药剂的交互抗性及其施药对其生物学特性的影响. 昆虫学报, 52(2): 175–182]
- Zhang GF, Li LL, Li BJ, Wang KY, Xia XM. 2014. Resistance detection and synergism of enzyme inhibitors on neonicotinoids to *Aphis gossypii* in Shandong Province. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 16(6): 673–680 (in Chinese) [张国福, 李琳琳, 李本杰, 王开运, 夏晓明. 2014. 山东省不同地区棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗药性检测及酶抑制剂的增效作用研究. 农药学报, 16(6): 673–680]
- Zhang HH, Chen AQ, Shan TS, Dong WY, Shi XY, Gao XW. 2020. Cross-resistance and fitness cost analysis of resistance to thiamethoxam in melon and cotton aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 113(4): 1946–1954
- Zhang J, Cui L, Xu XB, Rui CH. 2015. Frequency detection of imidacloprid resistance allele in *Aphis gossypii* field populations by real-time PCR amplification of specific-allele (rtPASA). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 125: 1–7
- Zhang S, Ma Y, Min H, Yu XQ, Li N, Rui CH, Gao XW. 2016. Insecticide resistance monitoring and management demonstration of major insect pests in the main cotton-growing areas of northern China. *Acta Entomologica Sinica*, 59(11): 1238–1245 (in Chinese) [张帅, 马艳, 闵红, 于晓庆, 李娜, 芮昌辉, 高希武. 2016. 华北棉区主要害虫抗药性监测与治理技术示范. 昆虫学报, 59(11): 1238–1245]
- Zhang XT, Liu JW, Li F, Liu N, Sun L, Zhang DH, Liu XN. 2012. Susceptible level of *Aphis gossypii* to different insecticides in the north of Xinjiang. *Plant Protection*, 38(2): 163–166 (in Chinese) [张学涛, 柳建伟, 李芬, 刘宁, 孙磊, 张东海, 刘小宁. 2012. 北疆地区棉蚜对不同杀虫剂敏感度水平测定. 植物保护, 38(2): 163–166]
- Zhao PC, Li Y, Yan WJ, Zhang YD, Wu N, Wang JG. 2018. Sensitivity of different geographical populations of *Aphis gossypii* (Glover) in Xinjiang to different insecticides. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 36(2): 159–163 (in Chinese) [赵鹏程, 李焱, 闫文静, 张玉栋, 吴娜, 王俊刚. 2018. 新疆棉蚜不同地理种群对杀虫剂的敏感性. 石河子大学学报(自然科学版), 36(2): 159–163]

(责任编辑:王璇)