

草地贪夜蛾对农药主要抗性机制的概述

秦梦真^{1,2} 高正辉² 徐义流^{2*} 石旺鹏^{1*}

(1. 中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193; 2. 安徽省农业科学院园艺研究所, 合肥 230001)

摘要: 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是一种迁飞性害虫, 源自美洲, 已入侵非洲和亚洲部分国家并暴发成灾, 2019 年初入侵我国, 严重威胁着我国玉米、小麦等粮食作物。目前草地贪夜蛾的防治主要依赖于化学农药和种植转基因作物。因长期使用农药, 草地贪夜蛾已经对氨基甲酸酯类、有机磷酸酯类和拟除虫菊酯类等多种杀虫剂产生了不同程度的抗性。草地贪夜蛾对不同种类杀虫剂表现的抗性机制不同, 主要有代谢抗性和靶标抗性 2 种。本文主要从代谢抗性和靶标抗性 2 个方面分别综述了草地贪夜蛾对不同种类杀虫剂的抗性机制, 分析草地贪夜蛾对不同杀虫剂的抗性作用方式, 并对草地贪夜蛾抗药性管理和监测进行展望。

关键词: 草地贪夜蛾; 抗药性机制; 代谢抗性; 靶标抗性; 化学防治

Research progresses in the resistance mechanisms of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to insecticides

QIN Mengzhen^{1,2} GAO Zhenghui² XU Yiliu^{2*} SHI Wangpeng^{1*}

(1. Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. Research Institute of Horticulture, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230001, Anhui Province, China)

Abstract: The fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, is an important migratory pest, which originated in America and has invaded many countries in Africa and Asia. In 2019, it invaded China, and seriously threatened corn, wheat and other crops in China. At present, chemical pesticides and genetically modified crops were mainly used to control *S. frugiperda*. However, a large number of studies have shown that some insecticides, such as carbamate, organophosphate and pyrethroid insecticides, have developed different degrees of resistance against *S. frugiperda*. The resistance mechanisms of *S. frugiperda* to chemical agents can be divided into metabolic resistance and target resistance. The resistance mechanisms of different insecticides were different. For example, the resistance to chlorpyrifos and lambda-cyhalothrin was caused by the increase of detoxification enzyme activity and the insensitivity of target, while the resistance mechanism of diamides was more focused on target resistance. Based on metabolic resistance and target resistance, the resistance mechanisms of *S. frugiperda* to different insecticides was reviewed; the effect of *S. frugiperda* on different insecticides was analyzed, and the management and monitoring of insecticide resistance was forecasted in this review.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; insecticide resistance mechanisms; metabolic resistance; target resistance; chemical control

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 原产于北美洲、南美洲的热带和亚热带地区 (Sparks, 1979), 是

多食性昆虫, 以玉米、大豆、棉花和水稻等多种农作物为食, 是美洲玉米和禾本科植物上最严重的害虫

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD0300100)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: yiliuxu@163.com, wpshi@cau.edu.cn

收稿日期: 2020-03-20

之一(Gouin et al., 2017)。草地贪夜蛾被鉴定有玉米型和水稻型2个生物型,其中玉米型草地贪夜蛾喜食玉米、高粱等大型禾本科作物,水稻型草地贪夜蛾喜食水稻等小型作物(Pashley, 1986)。草地贪夜蛾有很强的迁飞能力,从美洲传到非洲,2018年入侵印度(Early et al., 2018; Shylesha et al., 2018),继而从缅甸逐渐入侵我国南部,并有往北扩散的趋势(吴秋琳等, 2019)。草地贪夜蛾迁飞到一个新地方,抗性种群的抗性等位基因会持续存在(Arias et al., 2019)。

化学农药因其快速、广谱等特点被广泛用于草地贪夜蛾的应急防控,然而草地贪夜蛾抗药性的产生严重影响了杀虫剂的效果,给应急防控带来巨大困难。昆虫产生抗药性一方面由于自身抗性机制不断进化,另一方面由于环境带来的选择压力。在生产上选择作用机制不同的农药交替使用,可以避免草地贪夜蛾对杀虫剂产生交互抗性,延缓其对杀虫剂的抗性,提高了其对药物的敏感性,进而提高了农药的使用效率,因此,明确草地贪夜蛾对各种杀虫剂的抗性机制对于其防控至关重要。本文从代谢抗性——昆虫通过提高体内微粒体氧化酶、谷胱甘肽转移酶、水解酶等代谢酶活性来增强对杀虫剂的解毒作用和靶标抗性——昆虫通过降低对靶标的敏感性来产生抗性2个方面综述了草地贪夜蛾对主要杀虫剂产生抗性的机制,以期对草地贪夜蛾的应急防控提供思路。

1 草地贪夜蛾抗药性发生与机制

目前,草地贪夜蛾已对许多化学农药产生抗性,产生抗性的化学药剂种类越来越广泛。早期报道的多是草地贪夜蛾对有机磷酸酯类(Carvalho et al., 2013)、氨基甲酸酯类(McCord & Yu, 1987; Yu & McCord, 2007)、拟除虫菊酯类(Carvalho et al., 2013)等传统农药产生抗性,近些年研究结果表明,草地贪夜蛾对双酰胺类(Bolzan et al., 2019)、多杀菌素(Lira et al., 2020)、苯甲酰脲类(Nascimento et al., 2016)等新型农药也产生了抗性。

草地贪夜蛾对农药的抗性程度也在不断增强。Young & McMillian (1979)发现在美国东南部玉米田中的草地贪夜蛾已对甲萘威产生了10倍抗性; Young & McMillian (1979)还发现在美国佛罗里达州北部、中部和南部田间的草地贪夜蛾已经对氟胺氰菊酯、甲基对硫磷、毒死蜱、敌敌畏、甲萘威等多种常用杀虫剂产生中低等抗性,其中对甲萘威和甲基

对硫磷的抗性最高,是敏感品系的500倍;1979—1992年,草地贪夜蛾对甲萘威的抗性增加了50倍(Yu, 1992); Nascimento et al. (2016)发现巴西玉米田中的草地贪夜蛾对苯甲酰脲类杀虫剂虱螨脲的抗性达915倍; Bolzan et al. (2019)同样发现在巴西田间对氯虫苯甲酰胺有抗性的草地贪夜蛾对溴氰虫酰胺的交互抗性较低,约为22倍,对氟苯虫酰胺的交互抗性较高,大于42 000倍; Lira et al. (2020)在巴西田间发现草地贪夜蛾对乙基多杀菌素有1 844倍的抗性。

早期草地贪夜蛾抗药性机制研究主要集中在代谢抗性,对靶标不敏感而引起抗药性的报道较少。当草地贪夜蛾对各种氨基甲酸酯、有机磷和拟除虫菊酯杀虫剂产生不同程度抗性后,其体内微粒体氧化酶、谷胱甘肽转移酶、水解酶(酯酶和乙酰胆碱酯酶等)和还原酶(细胞色素c还原酶)等解毒酶活性明显升高,使草地贪夜蛾表现出广谱的抗药性(Yu, 1992),草地贪夜蛾抗药性的增强给其应急防控带来了巨大困难。21世纪以来,多种新型农药投入使用,在杀虫剂巨大选择压力下,草地贪夜蛾的抗性机制和早期有很大不同,从早期的代谢抗性进化到以钠离子通道、乙酰胆碱酯酶(acetyl cholinesterase, AChE)、鱼尼丁受体(ryanodine receptors, RyR)等为靶标位点的靶标抗性(Yu et al., 2003; Carvalho et al., 2013; Bolzan et al., 2019)。Boaventura et al. (2020)研究表明,使用增效醚(piperonyl butoxide, PBO)作为增效剂可以抑制解毒酶的作用,但都不能明显提高氟苯虫酰胺和氯虫苯甲酰胺对草地贪夜蛾的致死率,这表明草地贪夜蛾对双酰胺类杀虫剂的抗性,不仅仅依赖于代谢抗性,而是依赖于靶标位点的不敏感性、代谢能力和解毒能力增强等多方面因素。

2 代谢抗性

代谢抗性是草地贪夜蛾对氨基甲酸酯类、有机磷酸酯、拟除虫菊酯表现抗性的原因之一。草地贪夜蛾通过增强体内解毒酶的活性,提高自身代谢杀虫剂的能力,从而产生抗性。常见的解毒酶包括谷胱甘肽S转移酶(glutathione S-transferase, GST)、细胞色素P450氧化酶(cytochrome P450, P450)、羧酸酯酶(carboxylesterase, CE)、酯酶(esterase, EST)和AChE等,这些酶的过表达使得昆虫对杀虫剂的抗性水平升高。

增效剂通常对昆虫没有直接毒杀作用,但会抑制解毒酶活性,如使用PBO增效剂后,草地贪夜蛾

对甲萘威的抗性水平从90倍显著降低到6倍,且草地贪夜蛾抗性品系体内的微粒体羟化酶和环氧化酶比敏感品系高,进一步说明草地贪夜蛾对杀虫剂的氧化代谢增强是其对甲萘威产生高抗性的主要原因(McCord & Yu, 1987)。在草地贪夜蛾幼虫体内利用杆状病毒介导表达功能性磷酸三酯酶后,其对氧磷的半数致死量 LD_{50} 增加了280倍(Dumas et al., 1990)。Yu(1992)在佛罗里达州田间调查发现,草地贪夜蛾对拟除虫菊酯、有机磷、氨基甲酸酯杀虫剂均已产生了抗性,其体内微粒体氧化酶、GST和水解酶活性明显升高,进而增加了对这些杀虫剂的解毒作用。Yu et al.(2003)在佛罗里达州田间调查发现,草地贪夜蛾已经对甲萘威和甲基对硫磷产生了高抗性,草地贪夜蛾抗性品系体内微粒体氧化酶、GST、水解酶和还原酶等各种重要解毒酶活性均高于易感品系。Carvalho et al.(2013)研究结果发现,草地贪夜蛾对拟除虫菊酯和有机磷酸酯产生抗性后,其体内GST、P450和CE编码基因的过表达。解毒酶的基因扩增、过表达和修饰等基因组变化可能会引起昆虫的抗药性。酯酶常通过基因扩增、上调、编码序列突变或这些机制的组合参与昆虫对有机磷酸酯、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯的抗性(Li et al., 2007),如Zhu et al.(2015)从波多黎各田间收集到对抗虫蛋白Cry1F有7 717倍抗性的草地贪夜蛾,其对乙酰甲胺磷也有19倍的抗性,检测发现其体内酯酶和GST活性明显升高,昆虫体内酯酶和GST主要参与解毒代谢途径,推测草地贪夜蛾对有机磷酸酯类杀虫剂表现抗性与这有关。

3 靶标抗性

草地贪夜蛾抗性机制除了代谢抗性之外,还有靶标抗性,即通过降低靶标位点的敏感性产生抗药性。目前,在草地贪夜蛾靶标敏感性研究中,涉及的靶标位点主要包括RyR、钠离子通道和AChE等(Yu et al., 2003; Carvalho et al., 2013; Bolzan et al., 2019)。杀虫剂通过作用昆虫的特定位点,如昆虫体内的钙离子通道、钠离子通道等,扰乱昆虫正常的生理生化反应,达到预期的杀虫效果。一旦昆虫的靶标位点突变,靶标敏感性降低,就会对杀虫剂产生抗性。

3.1 RyR靶标位点

RyR是由4个亚基组成的钙通道,主要分布在神经和肌肉组织内质网膜上(Coronado et al., 1994)。双酰胺类杀虫剂氟苯虫酰胺会激活RyR,破坏昆虫体内钙离子平衡,从而影响昆虫的神经肌肉

功能(Cordova et al., 2006),氟苯虫酰胺与RyR结合,使RyR激活导致钙离子释放,诱导发生胞浆钙瞬变,细胞质内钙离子浓度增加,触发生理反应,使昆虫肌肉收缩、释放神经递质,从而影响昆虫的正常生理活动(Ebbinghaus-Kintscher et al., 2006; 唐振华和陶黎明, 2008)。

引进不同作用机制的新型农药可以有效地防控草地贪夜蛾,双酰胺类杀虫剂因为独特的作用机制有很大的潜力,但双酰胺杀虫剂之间可能会产生交互抗性。作用于昆虫靶标位点的杀虫剂,不仅可降低其它相似机制杀虫剂与该位点结合的敏感性,而且会对相同机制的杀虫剂产生交互抗性(Yu & McCord, 2007)。如对巴西田间草地贪夜蛾种群进行氯虫苯甲酰胺处理后,其对氟苯虫酰胺的抗性是敏感种群的5 400倍以上,表明氟苯虫酰胺和氯虫苯甲酰胺之间存在严重的交互抗性,测序结果显示RyR的C端结构域I4734M发生突变,即RyR的跨膜结构域有一个异亮氨酸被蛋氨酸取代是草地贪夜蛾产生交互抗性的主要原因(Bolzan et al., 2019)。Bolzan et al.(2019)研究结果表明对氯虫苯甲酰胺有抗性的草地贪夜蛾群,对溴氰虫酰胺交互抗性较低,约为22倍,但对氟苯虫酰胺的交互抗性较高,究其原因双酰胺类杀虫剂之间的交互抗性可能与RyR中分子结合位点结构的相似性有关,对氟苯虫酰胺的抗性比对溴氰虫酰胺的抗性明显高很多,说明RyR与氟苯虫酰胺的亲合力较高。

3.2 钠离子通道靶标位点

钠离子通道控制细胞膜内外钠离子梯度,传递膜电位信号,影响昆虫的神经活动和肌肉收缩(陈梦丽, 2017)。Narahashi(1996)研究结果表明拟除虫菊酯类杀虫剂以钠离子通道为靶标位点,引起昆虫长时间的膜去极化,导致反复的神经激发,延长钠离子通道开放时间。通过扩增编码草地贪夜蛾电压门控制钠离子通道的基因发现,对高效氯氟氰菊酯产生抗性的草地贪夜蛾种群,其体内有T929I、L932F和L1014F三个氨基酸突变位点,表明钠离子通道作为拟除虫菊酯类杀虫剂的靶标,其发生突变与昆虫产生抗药性密切相关(Carvalho et al., 2013)。

茚虫威容易在昆虫体内代谢成N-去甲氧羰基代谢物,N-去甲氧羰基代谢物阻断钠离子通道,抑制中枢神经系统动作电位,导致昆虫肌肉松弛麻痹和死亡(Wing et al., 2005; 李富根等, 2013)。茚虫威与甲萘威、甲基对硫磷、氯菊酯杀虫剂等传统农药不易产生交互抗性,如自北佛罗里达州田间采集的2个

草地贪夜蛾种群分别对甲萘威和甲基对硫磷表现高抗和中抗,但对新型二嗪类杀虫剂茚虫威无交互抗性(Yu & McCord, 2007);对氯菊酯表现高抗性的小菜蛾 *Plutella xylostella* 对茚虫威未表现出抗性(Yu & McCord, 2007);对茚虫威有 100 倍以上抗性的家蝇品系,对拟除虫菊酯、有机磷酸酯和氨基甲酸酯杀虫剂的交互抗性水平均较低(Shono et al., 2004)。因此,在防治草地贪夜蛾时,可将茚虫威与氨基甲酸酯、有机磷和拟除虫菊酯结合使用,达到最佳的防控效果。

3.3 AChE 靶标位点

AChE 能迅速水解乙酰胆碱,维持昆虫体内正常的神经传导功能,也是一种重要的靶标位点(曲明静等, 2007)。氨基甲酸酯类和有机磷酸酯类杀虫剂与 AChE 相互作用,通过磷酸化或氨基甲酰化使得 AChE 的结构发生变化,抑制其水解乙酰胆碱,乙酰胆碱在昆虫体内累积,引起神经系统障碍,进而杀害虫(林建国等, 2005)。

对 AChE 不敏感性是鳞翅目其它昆虫对有机磷酸酯和氨基甲酸酯产生抗性的原因之一(Voss, 1980; Fournier & Mutero, 1994),如 Yu et al. (2003) 研究结果发现佛罗里达州的草地贪夜蛾种群对甲基对硫磷和甲萘威均表现为代谢抗性和靶标抗性,且草地贪夜蛾敏感品系体内 AChE 比抗性品系高,而抗性品系体内 AChE 通常对甲萘威表现更不敏感,这说明 AChE 靶标不敏感是其对甲萘威产生抗性的主要原因。而编码 AChE 的基因突变是导致昆虫对杀虫剂产生抗性的另一个主要原因,如 Carvalho et al. (2013) 通过对编码草地贪夜蛾有机磷酸酯和氨基甲酸酯杀虫剂靶标蛋白 *ace-1* 基因进行克隆和测序发现,氨基酸序列中 A201S、G227A 和 F290V 位点与草地贪夜蛾对有机磷酸酯的抗性有关;Lee et al. (2007) 研究证实对有机磷酸酯类杀虫剂不敏感的小菜蛾抗性种群体内 A201S 和 G227A 发生了突变。

3.4 烟碱乙酰胆碱受体靶标位点

烟碱乙酰胆碱受体是神经递质离子门控蛋白,主要控制昆虫体内神经系统的递质转换。多杀菌素类杀虫剂是烟碱乙酰胆碱受体的变构调节剂,影响乙酰胆碱和突触后膜的乙酰胆碱受体结合,引发神经元细胞兴奋,导致昆虫麻痹死亡(王东, 2009)。烟碱乙酰胆碱受体 $\alpha 6$ 亚单位发生突变,进而对多杀菌素不敏感,是草地贪夜蛾对多杀菌素类杀虫剂产生抗性的主要原因(Lira et al., 2020)。因为与有机磷类、拟除虫菊酯类杀虫剂作用机制不同,将多杀菌素

与其它种类杀虫剂交替使用时不会产生交互抗性,可延缓草地贪夜蛾抗药性的产生。

4 展望

昆虫抗药性是一种遗传现象,了解杀虫剂抗性机制的遗传基础,如抗性遗传力、显性水平和抗性相关基因数量与遗传模式是实现高效抗药性管理的前提(Sparks & Nauen, 2015)。草地贪夜蛾对氯虫苯甲酰胺、虱螨脲、乙基多杀菌素等农药的抗性皆是常染色体隐性遗传,其对氯虫苯甲酰胺的抗性由单基因控制,对虱螨脲、乙基多杀菌素的抗性是由多基因控制(Nascimento et al., 2016; Bolzan et al., 2019; Lira et al., 2020)。显性水平对实施相关策略有很大影响,当遗传是隐性时,抗性进化往往是延迟的,农药使用低于推荐浓度时会促进系统中杂合子的维持,增加种群中抗性等位基因的频率(Bolzan et al., 2019)。

双酰胺类杀虫剂作用于钙离子通道,拟除虫菊酯类和茚虫威作用于钠离子通道,氨基甲酸酯类和有机磷杀虫剂作用于 AChE,多杀菌素类杀虫剂作用于烟碱乙酰胆碱受体,溴虫脲是线粒体呼吸作用的抑制剂,因此可以与传统农药交替或者复配使用,提高农药使用效率。但是多杀菌素和乙基多杀菌素(Lira et al., 2020)、氟苯虫酰胺和氯虫苯甲酰胺(Boaventura et al., 2020)等同类型农药会产生交互抗性。使用时应该避免连续使用作用机制相同或相似的农药,防止产生交互抗性。

抗性的遗传机制决定抗性等位基因频率的变化,杀虫剂之间的交互抗性也会影响抗性的发展,及时进行草地贪夜蛾抗药性监测也至关重要。Boaventura et al. (2020) 基于 PCR 技术开发了一种等位基因鉴别方法,该方法使用荧光探针,能大规模检测和监测抗性等位基因,可用于草地贪夜蛾田间采集样品的快速鉴别,且比焦磷酸测序便宜。与其它检测和估计抗性等位基因的方法相比,尤其是当抗性优势处于隐性并且田间抗性等位基因的频率较低时, F_2 代筛选检测方法是监测和估计抗性等位基因频率的最有效方法(Andow & Alstad, 1998; Bolzan et al., 2019)。

参考文献 (References)

- ANDOW DA, ALSTAD DN. 1998. F_2 screen for rare resistance alleles. *Journal of Economic Entomology*, 91(3): 572-578
ARIAS O, CORDEIRO E, CORRÊA AS, DOMINGUES FA, GUIDO-

- LIN AS, OMOTO C. 2019. Population genetic structure and demographic history of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae): implications for insect resistance management programs. *Pest Management Science*, 75(11): 2948–2957
- BOAVENTURA D, BOLZAN A, PADOVEZ FE, OKUMA DM, OMOTO C, NAUEN R. 2020. Detection of a ryanodine receptor target-site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Pest Management Science*, 76(1): 47–54
- BOLZAN A, PADOVEZ FE, NASCIMENTO ARB, KAISER IS, LIRA EC, AMARAL FSA, KANNO RH, MALAQUIAS JB, OMOTO C. 2019. Selection and characterization of the inheritance of resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to chlorantraniliprole and cross-resistance to other diamide insecticides. *Pest Management Science*, 75(10): 2682–2689
- CARVALHO RA, OMOTO C, FIELD LM, WILLIAMSON MS, BASS C. 2013. Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *PLoS ONE*, 8(4): e62268
- CHEN ML. 2017. Investigation of mechanism of pyrethroid resistance based on sodium channel mutants. Ph. D Thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [陈梦丽. 2017. 基于钠离子通道突变体的拟除虫菊酯杀虫剂抗性的机理研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- CORDOVA D, BENNER EA, SACHER MD, RAUH JJ, SOPA JS, LAHM GP, SELBY TP, STEVENSON TM, FLEXNER L, GUTTERIDGE S, et al. 2006. Anthranilic diamides: a new class of insecticides with a novel mode of action, ryanodine receptor activation. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 84(3): 196–214
- CORONADO R, MORRISSETTE J, SUKHAREVA M, VAUGHAN DM. 1994. Structure and function of ryanodine receptors. *American Journal of Physiology Cell Physiology*, 266(6 Pt1): C1485–C1504
- DUMAS DP, WILD JR, RAUSHEL FM. 1990. Expression of pseudomonas phosphotriesterase activity in the fall armyworm confers resistance to insecticides. *Experientia*, 46(7): 729–731
- EARLY R, GONZÁLEZ-MORENO P, MURPHY ST, DAY R. 2018. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm. *NeoBiota*, 40: 25–50
- EBBINGHAUS-KINTSCHER U, LUEMMEN P, LOBITZ N, SCHULTE T, FUNKE C, FISCHER R, MASAKI T, YASOKAWA N, TOHNISHI M. 2006. Phthalic acid diamides activate ryanodine-sensitive Ca^{2+} release channels in insects. *Cell Calcium*, 39(1): 21–33
- FOURNIER D, MUTERO A. 1994. Modification of acetylcholinesterase as a mechanism of resistance to insecticides. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 108(1): 19–31
- GOUIN A, BRETAUDEAU A, NAM K, GIMENEZ S, AURY J, DUVIC B, HILLIOU F, DURAND N, MONTAGNÉ N, DARBOUX I, et al. 2017. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host-plant ranges. *Scientific Reports*, 7(1): 11816
- LEE DW, CHOI JY, KIM WT, JE YH, SONG JT, CHUNG BK, BOO KS, KOH YH. 2007. Mutations of acetylcholinesterase1 contribute to prothiofos-resistance in *Plutella xylostella* (L.). *Biochemical & Biophysical Research Communications*, 353(3): 591–597
- LI FG, AI GM, LI YS, ZHU CY, GAO XW. 2013. Progress on mechanism of action and insecticide resistance of the oxadiazine indoxacarb in insects. *Agrochemicals*, 52(8): 558–560, 572 (in Chinese) [李富根, 艾国民, 李友顺, 朱春雨, 高希武. 2013. 茚虫威的作用机制与抗性研究进展. 农药, 52(8): 558–560, 572]
- LI XC, SCHULER MA, BERENBAUM MR. 2007. Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics. *Annual Review of Entomology*, 52: 231–253
- LIN JG, ZHANG CX, TANG ZH. 2005. Advances in studies of acetylcholinesterase gene mutations associated with insecticide resistance in insect pests. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 7(1): 1–6 (in Chinese) [林建国, 张传溪, 唐振华. 2005. 与昆虫抗药性相关的乙酰胆碱酯酶基因突变研究进展. 农药学报, 7(1): 1–6]
- LIRA EC, BOLZAN A, NASCIMENTO AR, AMARAL FS, KANNO RH, KAISER IS, OMOTO C. 2020. Resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to spinetoram: inheritance and cross-resistance to spinosad. *Pest Management Science*, 76: 2674–2680
- MCCORD E Jr., YU SJ. 1987. The mechanisms of carbaryl resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 27(1): 114–122
- NARAHASHI T. 1996. Neuronal ion channels as the target sites of insecticides. *Pharmacology & Toxicology*, 78: 1–14
- NASCIMENTO AR, FARIAS JR, BERNARDI D, HORIKOSHI RJ, OMOTO C. 2016. Genetic basis of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to the chitin synthesis inhibitor lufenuron. *Pest Management Science*, 72(4): 810–815
- PASHLEY D. 1986. Host associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): a sibling species complex? *Annals of the Entomological Society of America*, 79(6): 898–904
- QU MJ, XU XJ, HAN ZJ, JIANG XJ. 2007. Advances in studies of acetylcholinesterase gene variation associated with insect resistance. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(2): 191–194 (in Chinese) [曲明静, 许新军, 韩召军, 姜晓静. 2007. 昆虫乙酰胆碱酯酶基因变异抗药性机制研究. 昆虫知识, 44(2): 191–194]
- SHONO T, ZHANG L, SCOTT JG. 2004. Indoxacarb resistance in the house fly, *Musca domestica*. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 80(2): 106–112
- SHYLESAN AN, JALALI SK, GUPTA A, VARSHNEY R, VENKATESAN T, SHETTY P, OJHA R, GANIGER PC, NAVIK O, SUBAHARAN K, et al. 2018. Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies. *Journal of Biological Control*, 32(3):

- 145–151
- SPARKS AN. 1979. A review of the biology of the fall armyworm. The Florida Entomologist, 62(2): 82–87
- SPARKS TC, NAUEN R. 2015. Mode of action classification and insecticide resistance management. Pesticide Biochemistry and Physiology, 121: 122–128
- TANG ZH, TAO LM. 2008. Molecular mechanism of action of novel diamide insecticides on ryanodine receptor. Acta Entomologica Sinica, 51(6): 646–651 (in Chinese) [唐振华, 陶黎明. 2008. 新型二酰胺类杀虫剂对鱼尼丁受体作用的分子机理. 昆虫学报, 51(6): 646–651]
- VOSS G. 1980. Cholinesterase autoanalysis: a rapid method for biochemical studies on susceptible and resistant insects. Journal of Economic Entomology, 73(2): 189–192
- WANG D. 2009. Nicotinic acetylcholine receptors (nAChR) and discovery of novel insecticides. Agrochemicals Research & Application, 13(2): 6–9 (in Chinese) [王东. 2009. 烟碱型乙酰胆碱受体(nAChR)及其在杀虫剂创制中的作用. 农药研究与应用, 13(2): 6–9]
- WING KD, ANDALORO JT, MCCANN SF, SALGADOVL. 2005. Indoxacarb and the sodium channel blocker insecticides: chemistry, physiology, and biology in insects. Reference Module in Life Sciences Comprehensive Molecular Insect Science, 6: 31–53
- WU QL, JIANG YY, WU KM. 2019. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China. Plant Protection, 45(2): 1–6 (in Chinese) [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 2019. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1–6]
- YOUNG JR, MCMILLIAN WW. 1979. Differential feeding by two strains of fall armyworm larvae on carbaryl treated surfaces. Journal of Economic Entomology, 72(2): 202–203
- YU SJ. 1992. Detection and biochemical characterization of insecticide resistance in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Economic Entomology, 85(3): 675–682
- YU SJ, MCCORD E Jr. 2007. Lack of cross-resistance to indoxacarb in insecticide-resistant *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). Pest Management Science, 63(1): 63–67
- YU SJ, NGUYEN SN, ABO-ELGHAR GE. 2003. Biochemical characteristics of insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). Pesticide Biochemistry and Physiology, 77(1): 1–11
- ZHU YC, BLANCO CA, PORTILLA M, ADAMCZYK J, LUTTRELL R, HUANG FN. 2015. Evidence of multiple/cross resistance to Bt and organophosphate insecticides in Puerto Rico population of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 122: 15–21

(责任编辑:张俊芳)