



乙基多杀菌素多代胁迫对西花蓟马解毒酶活性、发育和繁殖的影响

李定银, 郅军锐*, 张 涛, 岳文波

(贵州大学昆虫研究所, 贵州省山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025)

摘要:【目的】乙基多杀菌素是防治蔬菜上西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 的首选药剂之一。本研究旨在明确乙基多杀菌素多代胁迫对西花蓟马的影响。【方法】采用浸叶法以 LC_{25} 浓度的乙基多杀菌素对西花蓟马 2 龄若虫连续汰选 6 代后, 测定其抗药性和解毒酶活性的变化, 并用年龄-阶段两性生命表分析 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素对西花蓟马后代 (F_7) 生命表参数的影响。【结果】 LC_{25} 浓度的乙基多杀菌素对西花蓟马 2 龄若虫连续汰选 6 代后, 与用清水处理的对照相比, 抗性倍数达到了 6.4 倍; F_6 代 2 龄第 2 天若虫体内羧酸酯酶 (CarE) 和谷胱甘肽-S 转移酶 (GSTs) 被激活, 活性分别增加至对照的 1.26 和 1.21 倍; 而多功能氧化酶 (MFOs) 和细胞色素 P450 酶 (P450s) 受到明显的抑制, 活性分别只有对照的 54.00% 和 51.78%。 LC_{25} 浓度的乙基多杀菌素胁迫 6 代不仅造成西花蓟马雌成虫寿命 (19.33 d) 和单雌产卵量 (69.80 粒) 较对照 (分别为 21.60 d 和 83.17 粒) 显著下降, 且后代 (F_7) 的雌成虫寿命 (16.82 d) 和雄成虫寿命 (8.29 d) 较对照 (分别为 20.28 d 和 10.86 d) 极显著缩短, 单雌产卵量 (59.23 粒) 较对照 (76.96 粒) 极显著降低, 但雌雄比 (2.28) 较对照 (1.03) 显著提高, 种群生命参数净增殖率 (R_0)、内禀增长率 (r) 和周限增长率 (λ) 则无明显变化。【结论】在 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素连续汰选 6 代内西花蓟马对该药剂的抗性缓慢增长; 药剂胁迫不仅对西花蓟马解毒酶活性有不同程度的影响, 还对其发育和繁殖具有一定的抑制作用。

关键词: 西花蓟马; 乙基多杀菌素; 解毒酶; 杀虫剂汰选; 抗药性

中图分类号: Q965.9 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2021)10-1176-11

Effects of multigenerational spinetoram stress on the detoxification enzyme activities, development and reproduction of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae)

LI Ding-Yin, ZHI Jun-Rui*, ZHANG Tao, YUE Wen-Bo (Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract:【Aim】Spinetoram is one of the candidate pesticides most used for controlling the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, on vegetables. This study aims to assess the effects of multigeneration spinetoram stress on *F. occidentalis*.【Methods】The 2nd instar nymphs of *F. occidentalis* were screened for six generations with LC_{25} dosage of spinetoram by the leaf dipping method, and the insecticide sensitivity and detoxification enzyme activities in the nymphs were determined. The age-stage two-sex life table was used to analyze the effect of LC_{25} dosage of spinetoram on the life table parameters of *F. occidentalis* offspring (F_7).【Results】After the 2nd instar nymphs of *F. occidentalis*

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31660516)

作者简介: 李定银, 男, 1994 年生, 贵州威宁人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: lidingyin553100@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhijunrui@126.com

收稿日期 Received: 2021-01-11; 接受日期 Accepted: 2021-04-29

were selected with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations, the resistance ratio increased to 6.4 folds as high as that of the control treated with water. CarE and GSTs in the day-2 2nd instar nymphs of F_6 generation were significantly activated, with their activities 1.26 and 1.21 folds as high as those of the control, while MFOs and P450s were significantly inhibited, with their activities only 54.00% and 51.78% of those of the control, respectively. When the 2nd instar nymphs of *F. occidentalis* were selected with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations, the longevity (19.33 d) and fecundity (69.80 eggs) of female adult significantly decreased as compared to those of the control (21.60 d and 83.17 eggs, respectively), the female adult longevity (16.82 d) and male adult longevity (8.29 d) of F_7 generation were also significantly shortened as compared to those of the control (20.28 d and 10.86 d, respectively), the fecundity of F_7 generation (59.23 eggs laid per female) extremely significantly decreased as compared to that of the control (76.96 eggs laid per female), but the female to male sex ratio (2.28) significantly increased as compared to that of the control (1.03). The net reproductive rate (R_0), intrinsic rate of increase (r) and finite rate of increase (λ) in F_7 generation of *F. occidentalis* after selection with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations had no significant change. 【Conclusion】 The resistance of *F. occidentalis* to spinetoram increases slowly within six generations under selection by LC_{25} dosage of spinetoram. Spinetoram stress not only causes significant changes in the detoxification enzyme activities in *F. occidentalis*, but also inhibits its development and reproduction.

Key words: *Frankliniella occidentalis*; spinetoram; detoxification enzyme; insecticide screening; insecticide resistance

西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 是世界范围内的重大害虫 (Ullman *et al.*, 2012)。该虫不仅可通过锉吸植物汁液和产卵于植物组织内造成直接危害, 还能传播多种病毒, 例如番茄斑萎病毒 (tomato spotted wilt virus, TSWV) 和凤仙花坏死斑病毒 (impatiens necrotic spot virus, INSV) 等 (Reitz *et al.*, 2009; Webster *et al.*, 2011)。对该虫的防治目前主要依赖于杀虫剂, 但随之而来的抗药性问题日益凸显。在很多国家和地区, 西花蓟马已对有机氯、有机磷、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯等类型杀虫剂产生较高水平的抗性 (Espinosa *et al.*, 2005; Bielza 2008; Dlamini *et al.*, 2019; Gao and Reitz, 2021), 但对多杀菌素类、新烟碱类和印楝素等植物源杀虫剂的抗性相对较低 (王圣印等, 2014; Otieno *et al.*, 2016; 王彭等, 2017; 张治科等, 2019), 尤其是多杀菌素类杀虫剂, 在许多地方仍对西花蓟马具有较好的防治效果 (Wang ZH *et al.*, 2016)。

昆虫抗药性发展的内在生理机制主要是调节体内解毒酶活性来增强对杀虫剂的代谢能力, 外在表现主要是种群适合度的改变 (李培征等, 2014; 王芹芹等, 2017)。因此, 昆虫体内的解毒酶如羧酸酯酶 (CarE) 和谷胱甘肽 S-转移酶 (GSTs) 活性对杀虫剂的响应变化通常反映了昆虫解毒能力的强弱 (Zhang *et al.*, 2017; Tang *et al.*, 2021)。以 P450 为

主体构成的酶系多样, 如细胞色素 P450 单加氧化酶 (P450s) 和多功能氧化酶 (MFOs) 等 (Feyereisen, 1999), 也有学者认为 P450s 是 MFOs 酶系的一个组成部分, 存在于生物体某些细胞的光滑内质网上, 参与多种杀虫剂以及其他外源性和内源性化合物代谢, 同时也在昆虫的生长发育和对环境的适应性方面起着非常重要的作用 (冯纪年等, 2004; Feyereisen, 2011)。例如, 对拟除虫菊酯类杀虫剂产生抗性的二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 和草地小爪螨 *Oligonychus pratensis* 体内酯酶活性显著升高 (Yang *et al.*, 2002); 烟蚜 *Myzus persicae* 体内 MFOs 和 CarE 活性与杀虫剂敏感性间存在明显的负相关性 (李勇和何林, 2016); 西花蓟马抗噻虫嗪种群体内 MFOs, P450s 和 CarE 活性均显著高于敏感种群 (马绍智, 2013)。此外, 昆虫抗药性发展还常与杀虫剂对昆虫具有亚致死效应有关, 在杀虫剂选择压力下存活下来的昆虫, 其生长发育、繁殖力和抗性会发生改变, 且这种改变还具有一定的遗传效应, 进而影响昆虫种群的发展 (韩文素等, 2011; 杨广明等, 2016)。

乙基多杀菌素 (spinetoram) 是多杀菌素的换代产品 (Sparks *et al.*, 2008; 华乃震, 2015), 其作用机理是干扰昆虫神经中烟碱型乙酰胆碱受体 (nAChR) 和 γ -氨基丁酸受体 (GABAR), 影响正常

的神经活动,直至死亡(Orr *et al.*, 2009)。该药剂具有杀虫谱广、活性高、易降解、对非靶标生物毒性低、抗性风险低等优点,既具备生物农药的安全性,又具有化学农药的快速杀虫效果(柴洪新等, 2011; 武怀恒等, 2016)。乙基多杀菌素对蓟马(Renkema *et al.*, 2020; Gao *et al.*, 2021)、害螨(Wang L *et al.*, 2016)和鳞翅目害虫(张丽丽, 2014)等都具有较好的防治效果。但乙基多杀菌素在长期使用后,仍然没有避免靶标害虫的抗性发展,例如在我国北京和云南等地区西花蓟马对乙基多杀菌素已产生较高水平的抗性,且抗性仍在逐年增加(侯文杰, 2012; 万岩然等, 2016),但在山东(马凯悦, 2017)和宁夏(张治科等, 2019)等地区作物上西花蓟马抗性相对较低。不同昆虫或同一昆虫不同解毒酶对多杀菌素类杀虫剂的代谢响应存在明显差异,例如抗多杀菌素的西花蓟马品系,其体内 CarE, GSTs 和 MFOs 活性显著高于敏感品系(龚佑辉等, 2009);乙基多杀菌素对小菜蛾体内 MFOs 活性具有明显的抑制作用,对 CarE 活性的影响具有明显的时间效应(田雪莲等, 2016)。

乙基多杀菌素对蓟马的防效可达 99% 以上,且不易与其他杀虫剂产生交互抗性(刘勇等, 2012; 王彭等, 2017),是防治蔬菜上西花蓟马的首选药剂之一。关于乙基多杀菌素短时处理对西花蓟马解毒酶活性和生长发育的影响已有报道(杨广明等, 2016),但西花蓟马世代周期短,繁殖快,在田间通常会受到杀虫剂连续多代胁迫。因此,本研究以 LC_{25} 浓度的乙基多杀菌素对西花蓟马连续汰选 6 代后,测定了西花蓟马抗药性、解毒酶活性、发育和繁殖的变化,旨在明确西花蓟马对乙基多杀菌素多代胁迫的生化响应和种群适合度变化,以期对西花蓟马的抗药性研究和综合治理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试昆虫:西花蓟马 2016 年采自贵州省贵阳市花溪区菜豆植株上,以菜豆 *Phaseolus vulgaris* 豆荚在人工气候箱(RXZ 系列)(温度 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $70\% \pm 5\%$, 光周期 14L: 10D)内饲养 50 代以上,饲养过程不接触任何农药。

1.1.2 供试寄主:供试菜豆品种为金束鹿泰国地豆王(购自河北省辛集市盛农种子分公司),以灭菌营养土种植,期间不接触任何药剂,并用防虫网隔离,避

免虫伤。待植株长至第 2 真叶后期叶片较大时取用。

1.1.3 供试药剂和试剂盒:供试药剂:60 g/L 爱绿士悬浮剂(美国陶氏益农公司),有效成分为乙基多杀菌素。试剂盒:GSTs 和 CarE 活性以及蛋白含量测定试剂盒均购自苏州科铭生物技术有限公司。MFOs 活性测定试剂盒购自上海研辉生物科技有限公司。P450s 活性测定试剂盒购自南京卡米洛生物工程技术有限公司。

1.2 毒力测定

采用叶片浸渍法进行毒力测定。用去离子水将 60 g/L 爱绿士悬浮剂先配成 100 mg/L 母液,再等比稀释成 6 个浓度,取健康的菜豆植株叶片剪成直径为 2.5 cm 的圆片(保留部分叶柄,以减缓叶面水分散失),分别浸入不同浓度药液 20 s 后取出晾干待用。将处理好的叶片置于扎孔透气透明圆形塑料盒(高 3.5 cm,直径 4 cm)内,然后每盒接入西花蓟马 2 龄初期若虫 20 头,接虫 72 h 后统计死亡量。以去离子水处理的西花蓟马 2 龄若虫作对照。

1.3 西花蓟马对乙基多杀菌素的抗性汰选

采用浸叶法。以前期获得的杀死西花蓟马 25% 的浓度即 LC_{25} 浓度(0.0033 mg/L)乙基多杀菌素(李定银等, 2020)浸泡菜豆植株,20 s 后取出晾干,然后将茎秆插入底部加有清水的自制饲养盒(直径 15 cm,高 16 cm)内,去离子水浸泡作对照。分别接入室内长期以菜豆豇饲养的西花蓟马 2 龄初期若虫(F_0 代)约 200 头/盒,置于人工气候箱(条件同 1.1.1 节)内饲养,羽化后的成虫转移到无药菜豆植株上饲养,每天更换菜豆植株(保证产卵时间的一致性),将产卵后的植株移入干净的饲养盒内待孵化。下一代 2 龄若虫再次用药液浸泡过的菜豆植株饲养,如此循环。每隔 3 代按 1.2 节的方法测定西花蓟马分别取食无药处理和药液处理菜豆植株西花蓟马的敏感性变化,每次用于处理植株的药液浓度为上一次测得的 LC_{25} ,连续胁迫饲养 6 代(F_6)。

1.4 西花蓟马体内解毒酶活性测定

收集 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素汰选所得西花蓟马 F_6 代 2 龄第 2 天的若虫,每管 50 头为一个重复,测定 CarE, GSTs, MFOs 和 P450s 的活性,以及蛋白质的含量,以去离子水处理的菜豆植株饲养的同代西花蓟马作对照,实验重复 4 次。CarE 和 GSTs 活性测定根据苏州科铭生物技术有限公司的试剂盒说明书的操作步骤进行。MFOs 和 P450s 活性按照酶联免疫(ELISA)试剂盒说明书操作进行。测定原理如下:

CarE: CarE 能催化乙酸-1-萘酯生成萘酯, 固蓝显色; 在 450 nm 波长下的光吸收增加速率, 计算 CarE 活性。

GSTs: GSTs 催化谷胱甘肽 (GSH) 与 1-氯-2,4-二硝基苯 (CDNB) 结合, 结合产物的吸收峰波长为 340 nm, 通过测定 340 nm 波长处吸光度上升速率即可计算出 GSTs 活性。

MFOs: 采用双抗体夹心法酶联免疫吸附试验 (ELISA)。往预先包被昆虫混合功能氧化酶 (MFO) 捕获抗体的包被微孔中, 依次加入标本、标准品、HRP 标记的检测抗体, 经过温育并彻底洗涤。用底物 TMB 显色, TMB 在过氧化物酶的催化下转化成蓝色, 并在酸的作用下转化成最终的黄色。颜色的深浅和样品中的昆虫 MFOs 呈正相关, 测定 450 nm 波长下吸光度, 计算样品浓度。

P450s: 采用 ELISA 法。往预先包被 P450s 抗体的包被微孔中, 依次加入标本、标准品、HRP 标记的检测抗体, 经过温育并彻底洗涤。用底物 TMB 显色, TMB 在过氧化物酶的催化下转化成蓝色, 并在酸的作用下转化成最终的黄色。颜色的深浅和样品中的 P450s 呈正相关, 测定 450 nm 波长下吸光度, 计算样品 P450s 浓度。

酶活性最终以对应样本的蛋白含量进行标定。

1.5 蛋白质含量测定

蛋白质含量测定采用二喹啉甲酸法 (bicinchoninic acid, BCA) 法, 按苏州科铭生物技术有限公司试剂盒说明书进行。

1.6 西花蓟马的繁殖力及后代发育历期、繁殖力、存活率和子代性比测定

选择 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素胁迫所得西花蓟马 F_6 代成虫, 单对配对后, 转移至底部预先垫有吸水的滤纸片和加入新鲜菜豆叶片的透明塑料盒 (规格同 1.2 节) 中, 在人工气候箱 (条件同 1.1.1 节) 内饲养。去离子水处理菜豆植株饲养的同代西花蓟马作对照, 实验重复 3 次 (每个重复 10 对)。每天记录成虫的寿命, 同时更换新鲜菜豆叶片以供产卵。产卵后的叶片转移至新的塑料杯中待孵化, 保存 6 d 以上, 每天检查卵的孵化情况。由于西花蓟马将卵产于植物组织中, 故以孵化出的若虫数代表产卵量 (Watts, 1934)。

收集 F_7 代初孵若虫, 用新鲜菜豆叶片进行单头饲养, 每 1~2 d 更换一次叶片, 饲养装置和方法同上, 以去离子水处理的菜豆植株饲养的同代西花蓟马作对照。重复 3 次, 每个重复 30 头, 每天观察 2

次 (早 8:00, 晚 20:00), 记录各虫态的发育和存活情况, 羽化后的雌雄成虫立即进行配对后按上述方法观察其寿命和繁殖力。每天收集产卵的菜豆叶片, 每天继续观察 2 次记录若虫孵出情况, 并将其移出, 连续观察 6 d, 统计卵期。每个处理实验重复 5 次。并继续饲养至成虫后随机挑选 300 头鉴定雌雄, 统计性比。

1.7 数据处理和生命表构建

试验数据采用 Microsoft Excel 2016 进行整理, 用 SPSS 24.0 软件的 Probit 模块拟合毒力回归方程, 并确定杀虫剂不同致死率对应的浓度, 敏感性的变化以抗性倍数表示: 抗性倍数 = 汰选前 LC_{50} / 汰选后 LC_{50} 。参照年龄-阶段两性生命表理论 (Chi and Liu 1985; Chi *et al.*, 1988; 齐心等, 2019) 统计记录的西花蓟马种群 (F_7) 原始数据, 并用 TWOSEX-MSChart 软件 (<http://140.120.197.173/Ecology/prod02.htm>) 计算西花蓟马汰选种群和对照后代 (F_7) 的特定年龄-阶段存活率 (s_{xj})、特定年龄-阶段生命期望值 (e_{xj})、特定年龄存活率 (l_x) 和生命表参数, x 为按存活时间划分的年龄, j 代表发育阶段 (Chi and Su, 2006; Tuan *et al.*, 2014a, 2014b; Chang *et al.*, 2016)。采用 10 万次 bootstrapping 法确定其平均值和标准误 (Huang and Chi, 2013), 西花蓟马发育历期、繁殖力和生命表参数间的差异显著性用 paired bootstrap test (TWOSEX-MSChart) 程序进行分析 (Chi, 2018)。

2 结果

2.1 乙基多杀菌素多代汰选后西花蓟马敏感性的变化

西花蓟马经 LC_{25} 浓度的乙基多杀菌素胁迫不同世代后敏感性发生了明显的变化 (表 1)。西花蓟马 2 龄若虫以最初的乙基多杀菌素 LC_{25} 浓度 (0.0033 mg/L) 连续汰选 3 代后, 抗性倍数达到 2.5 倍。第 4~6 代以第 3 代测得的 LC_{25} 浓度 (0.0043 mg/L) 再次胁迫汰选, 第 6 代的抗性倍数达到了 6.4 倍。结果说明随着汰选代数的增加西花蓟马对乙基多杀菌素的敏感性降低, 抗性增强。未经药剂胁迫的西花蓟马从菜豆豆荚转移至菜豆植株后, 对乙基多杀菌素的敏感性也有所下降。

2.2 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马 2 龄若虫体内解毒酶活性的变化

LC_{25} 浓度乙基多杀菌素对西花蓟马连续汰选 6

代后,西花蓟马 F_6 代 2 龄若虫体内 4 种解毒酶活性均发生了明显的变化,但不同酶的活性变化并不相同(图 1)。西花蓟马体内 CarE 和 GSTs 被激活,其活性分别为对照的 1.26 倍和 1.21 倍,且与对照差异显著($P < 0.05$)。而 MFOs 和 P450s 活性则受到明显抑制,其活性分别只有对照的 54.00% 和

51.78% ($P < 0.05$)。

2.3 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马的繁殖力

西花蓟马在 LC_{25} 浓度的乙基多杀菌素连续汰选 6 代后繁殖力变化见表 2。由表可知,西花蓟马雌成虫寿命(19.33 d)和产卵期(16.80 d)均显著缩

表 1 乙基多杀菌素对西花蓟马 2 龄若虫的毒力测定

Table 1 Toxicity of spinetoram to the 2nd instar nymphs of *Frankliniella occidentalis*

世代 Generation	处理 Treatments	毒力回归方程 Toxicity regression equation	LC_{25} (mg/L) (95% FL)	LC_{50} (mg/L) (95% FL)	抗性倍数 Resistance ratio
F_3	清水 Water (CK)	$y = 7.564 + 3.074x$	0.0021 (0.0017 - 0.0024)	0.0035 (0.0031 - 0.0038)	1.0
	乙基多杀菌素 Spinetoram	$y = 4.452 + 2.165x$	0.0043 (0.0031 - 0.0038)	0.0088 (0.0073 - 0.0102)	2.5
F_6	清水 Water (CK)	$y = 5.732 + 2.459x$	0.0025 (0.0019 - 0.0030)	0.0047 (0.0040 - 0.0053)	1.0
	乙基多杀菌素 Spinetoram	$y = 10.074 + 6.615x$	0.0237 (0.0217 - 0.0253)	0.0300 (0.0258 - 0.0314)	6.4

FL: 置信区间 Confidence limit. 每隔 3 代进行一次毒力测定,并以每次测得的 LC_{25} 浓度继续汰选西花蓟马,连续处理 6 代。The toxicity of spinetoram to *F. occidentalis* was determined every three generations, and it was continuously selected at the LC_{25} dosage of spinetoram for six generations.

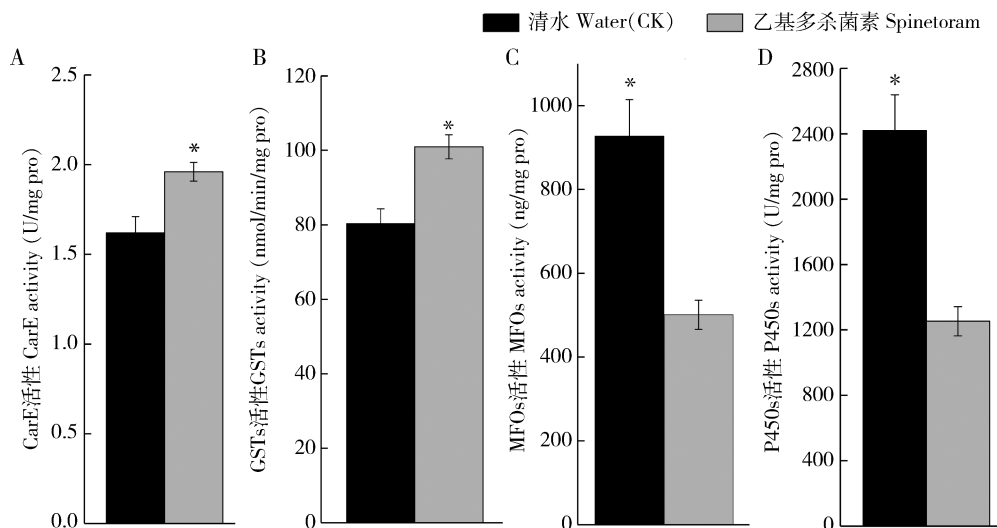


图 1 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素连续汰选 6 代后西花蓟马 2 龄若虫体内 CarE (A), GSTs (B), MFOs (C) 和 P450s (D) 活性变化

Fig. 1 Changes in the activities of CarE (A), GSTs (B), MFOs (C) and P450s (D) in the 2nd instar nymphs of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations

图中数值为平均值 $\pm$ 标准误;柱上星号表示处理与对照组之间差异显著性 ($P < 0.05$, t 检验);收集乙基多杀菌素连续汰选 6 代后的西花蓟马 2 龄第 2 天的若虫,测定其体内解毒酶活性变化,清水处理同时期的若虫作对照。Data in the figure are mean $\pm$ SE. The asterisk above bars indicates significant difference between the treatment and the control ($P < 0.05$, t -test). The day-2 2nd instar nymphs of *F. occidentalis* screened by spinetoram for 6 generations were collected to assay the detoxification enzyme activities. *F. occidentalis* nymphs at the same developmental stage treated with clear water were used as the control.

表 2 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马的繁殖力

Table 2 Fecundity of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations

处理 Treatments	产卵前期(d) Preoviposition period	产卵期(d) Oviposition period	产卵后期(d) Post-oviposition period	雌成虫寿命(d) Female adult longevity	单雌产卵量 Number of eggs laid per female
清水 Water (CK)	2.50 $\pm$ 0.20	18.57 $\pm$ 1.07 *	0.53 $\pm$ 0.49	21.60 $\pm$ 0.70 *	83.17 $\pm$ 5.81 *
乙基多杀菌素 Spinetoram	2.60 $\pm$ 0.20	16.80 $\pm$ 0.11	0.33 $\pm$ 0.25	19.33 $\pm$ 0.40	69.80 $\pm$ 2.55

表中数值为平均值 $\pm$ 标准误;同列数据后星号表示表示经 t 检验在 0.05 水平差异显著。Data in the table are mean $\pm$ SE. The asterisk following the data within a column indicates significant difference at the 0.05 level by t -test.

短($P < 0.05$); 平均单雌产卵量仅有 69.80 粒, 显著低于对照组(83.17 粒)($P < 0.05$); 乙基多杀菌素汰选后西花蓟马产卵前期(2.60 d)有所延长, 产卵后期(0.33 d)有所缩短, 但与对照差异不显著($P > 0.05$)。

2.4 LC₂₅ 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马后代(F₇ 代)的两性生命表

2.4.1 对 F₇ 代生长发育与繁殖的影响: LC₂₅ 浓度的乙基多杀菌素 6 代胁迫对西花蓟马后代(F₇ 代)

发育历期和繁殖力产生明显的影响(表 3)。西花蓟马卵期(3.24 d)、预蛹期(1.15 d)、雌成虫寿命(16.82 d)和雄成虫寿命(8.29 d)极显著缩短($P < 0.01$), 单雌产卵量极显著降低($P < 0.01$), 1 龄(1.19 d)、2 龄(3.31 d)若虫历期和预蛹期均显著缩短($P < 0.05$), 蛹期(2.92 d)极显著延长($P < 0.01$), 后代雌雄性比(2.28)显著增加($P < 0.05$), 是对照(1.03)的 2.21 倍。

表 3 LC₂₅ 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马后代(F₇ 代)的发育和繁殖
Table 3 Development and reproduction of offspring (F₇ generation) of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC₂₅ dosage of spinetoram for six generations

处理 Treatments	发育历期 Developmental duration (d)							单雌产卵量 Number of eggs laid per female	后代性比 Sex ratio of offspring (♀/♂)
	卵 Egg stage	1 龄若虫	2 龄若虫	预蛹	蛹期	雌成虫寿命	雄成虫寿命		
		1st instar	2nd instar	Prepupal	Pupal	Female adult	Male adult		
		nymphal stage	nymphal stage	stage	stage	longevity	longevity		
清水 Water (CK)	3.57 ± 0.04 **	1.29 ± 0.03 *	3.40 ± 0.05 *	1.29 ± 0.00 **	2.52 ± 0.01	20.28 ± 0.55 **	10.86 ± 0.56 **	76.96 ± 2.64 **	1.03 ± 0.07
乙基多杀菌素 Spinetoram	3.24 ± 0.03	1.19 ± 0.03	3.31 ± 0.04	1.15 ± 0.01	2.92 ± 0.00 **	16.82 ± 0.73	8.29 ± 0.45	59.23 ± 3.17	2.28 ± 0.18 *

表中数值为平均值 ± 标准误; 同列数据后星号和双星号分别表示经 t 检验在 0.05 和 0.01 水平差异显著。Data in the table are mean ± SE. The asterisk and double asterisk following the data within a column indicate significant difference at the 0.05 and 0.01 levels, respectively, by t -test.

2.4.2 对 F₇ 代的存活率与繁殖力的影响: 年龄-阶段特征存活率(s_{xj}) 曲线的重叠程度代表西花蓟马个体间发育速率的差异。如图 2 所示, 西花蓟马杀虫剂汰选品系和对照的 s_{xj} 曲线重叠程度较低, 说明西

花蓟马各阶段的发育速率比较一致。经乙基多杀菌素汰选后的西花蓟马雌雄成虫存活率和存活时间均低于对照, 卵期、若虫期、预蛹期和蛹期存活率无明显变化。

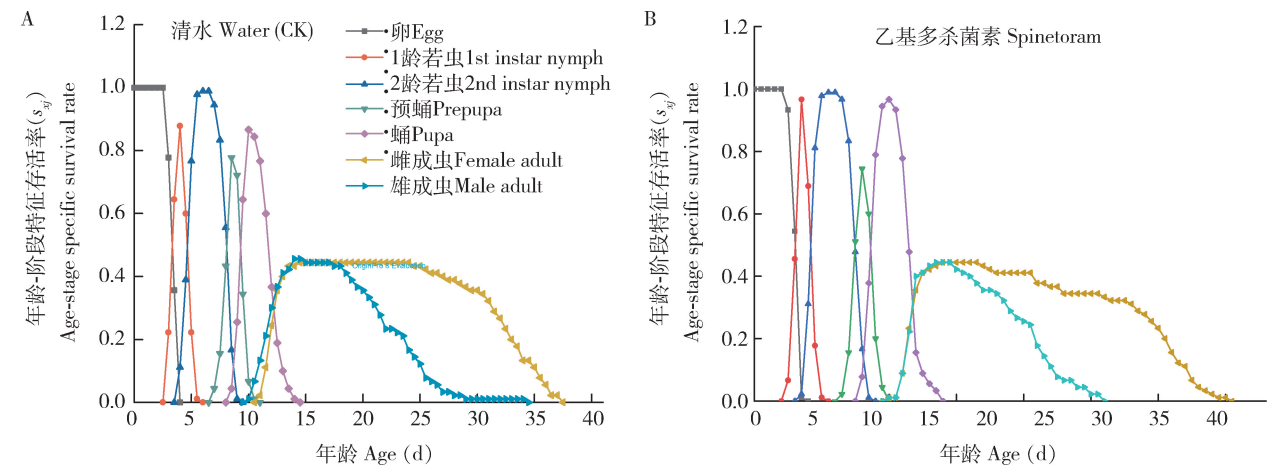


图 2 LC₂₅ 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马后代(F₇ 代)的年龄-阶段特征存活率(s_{xj})
Fig. 2 Age-stage specific survival rate (s_{xj}) of offspring (F₇ generation) of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC₂₅ dosage of spinetoram for six generations

A: 清水 Water (CK); B: 乙基多杀菌素 Spinetoram. 下图同 The same for the following figures.

种群特定年龄存活率(l_x) 曲线是 x 年龄的存活率, 描述了西花蓟马存活率随年龄的变化。如图 3 所示, 不论是乙基多杀菌素胁迫还是对照组, 西花蓟

马存活曲线前期坡度均较平缓, 表明西花蓟马在未成熟期的死亡率低, 自蛹开始羽化后存活率迅速下降。乙基多杀菌素胁迫组和对照组分别在第 35 和

第 38 天全部死亡,且乙基多杀菌素汰选组西花蓟马在不同年龄时期的存活率均低于对照组。乙基多杀菌素胁迫组和对照的种群特定年龄繁殖力(m_x)整体先增后降,中间存在多个峰值,并在 15~20 d 之间达到繁殖最高峰,雌虫特定年龄繁殖力(f_x)也存在相同的变化趋势。 $l_x m_x$ 是 x 年龄时所有存活个体的繁殖值,即单雌产卵量,由图 3 可知,乙基多杀

菌素胁迫后西花蓟马特定年龄单雌产卵量明显低于对照。

特定年龄-阶段生命期望值(e_{xj})表示西花蓟马在 x 年龄 j 阶段个体的剩余存活时间(图 4)。乙基多杀菌素胁迫组和对照组西花蓟马的生命期望值均随年龄增长逐渐下降,且乙基多杀菌素胁迫下各年龄阶段的生命期望值均低于对照。

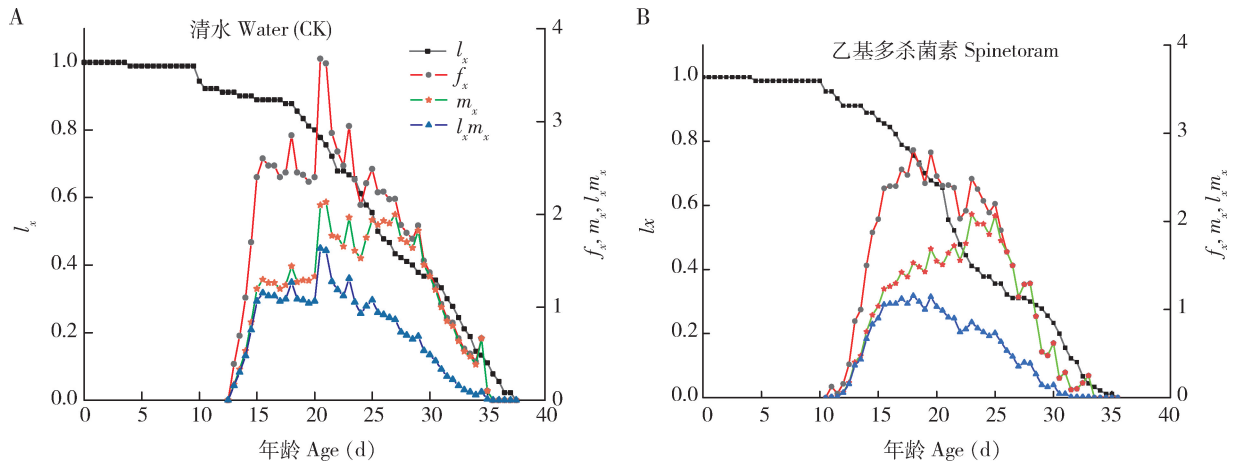


图 3 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马后代(F_7 代)的特定年龄存活率(l_x)、雌虫特定年龄繁殖力(f_x)、群体特定年龄繁殖力(m_x)和特定年龄繁殖值($l_x m_x$)

Fig. 3 Age-specific survival rate (l_x), female age-specific fecundity (f_x), age-specific fecundity of total population (m_x) and age-specific maternity ($l_x m_x$) of offspring (F_7 generation) of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations

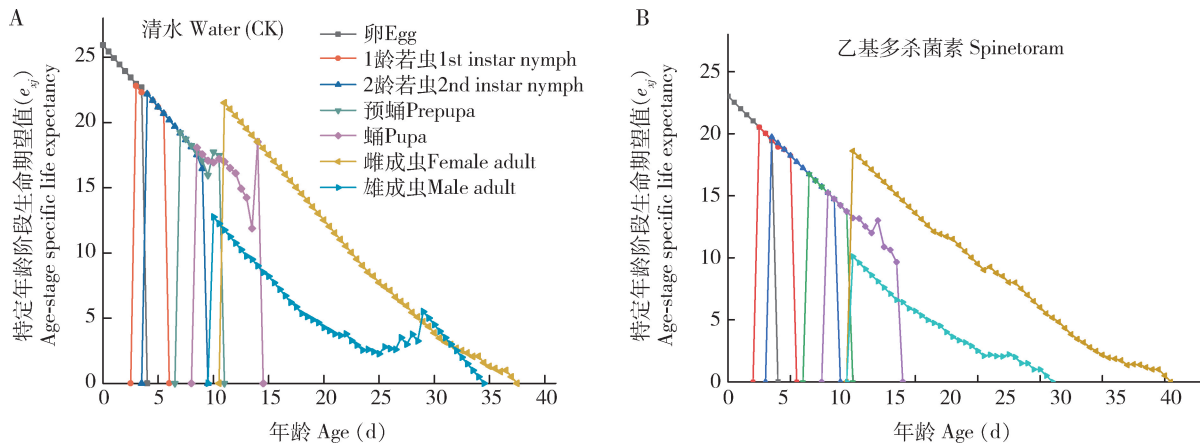


图 4 LC_{25} 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代后西花蓟马后代(F_7 代)的特定年龄-阶段生命期望(e_{xj})

Fig. 4 Age-stage specific life expectancy (e_{xj}) of offspring (F_7 generation) of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC_{25} dosage of spinetoram for six generations

特定年龄-阶段繁殖值(v_{xj})是指西花蓟马 x 年龄 j 阶段的个体对未来种群发展的平均贡献值(图 5)。乙基多杀菌素胁迫组和对照组西花蓟马雌成虫繁殖值均随年龄的增长呈先增后降的趋势,且均在第 15 天达到了繁殖最高峰。

2.4.3 对 F_7 代两性生命表参数的影响:乙基多杀菌素多代胁迫后西花蓟马后代(F_7)种群生命参数见表 4。由表可知,乙基多杀菌素胁迫后西花蓟马的净增殖率($R_0 = 25.9636$)、内禀增长率($r_m = 0.1689$)、周限增长率($\lambda = 1.1840$)、平均世代周期

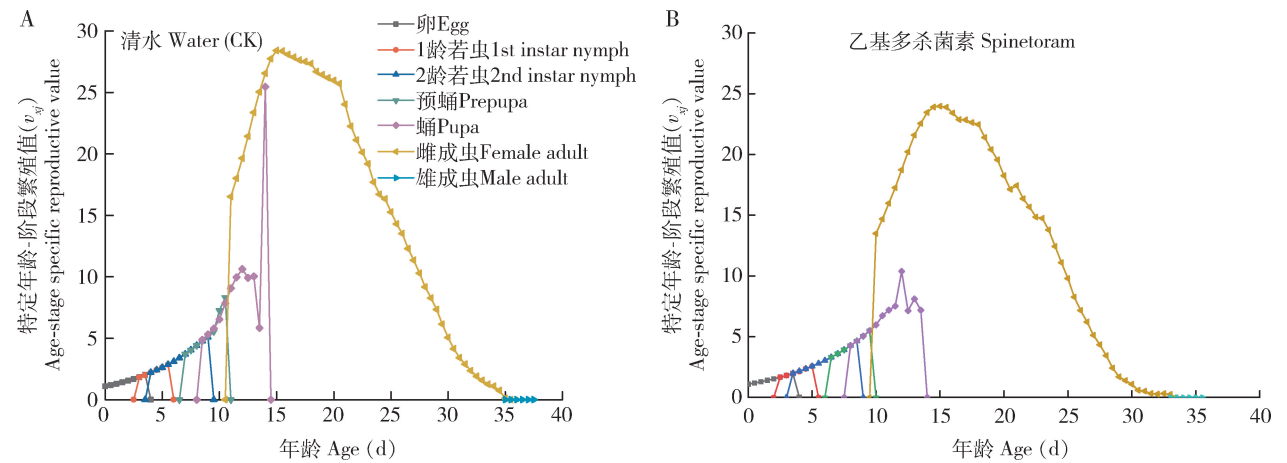


图5 LC₂₅浓度乙基多杀菌素汰选6代后西花蓟马后代(F₇代)的特定年龄-阶段繁殖值(v_{xj})

Fig. 5 Age-stage specific reproductive value (v_{xj}) of offspring (F₇ generation) of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC₂₅ dosage of spinetoram for six generations

表4 LC₂₅浓度乙基多杀菌素汰选6代后西花蓟马后代(F₇代)的种群生命参数

Table 4 Life-table parameters of offspring (F₇ generation) of *Frankliniella occidentalis* after selection with LC₂₅ dosage of spinetoram for six generations

处理 Treatments	净增殖率 Net reproductive rate R_0	内禀增长率 Intrinsic rate of increase r	周限增长率 Finite rate of increase λ	平均世代周期(d) Mean generation time T
清水 Water (CK)	35.2099 ± 4.4338	0.1731 ± 0.0007	1.1885 ± 0.0008	20.5852 ± 0.1788
乙基多杀菌素 Spinetoram	25.9636 ± 3.3615	0.1689 ± 0.0007	1.1840 ± 0.0083	19.2352 ± 0.2419

($T = 19.2352$ d)与对照($R_0 = 35.2099$, $r = 0.1731$, $\lambda = 1.1885$, $T = 20.5852$ d)相比均有所降低,但差异不显著。

3 讨论

前人研究表明,低浓度的杀虫剂胁迫不仅可影响昆虫的繁殖力、生长发育、生态行为和害虫抗药性等特征,产生亚致死效应,也可激活或抑制昆虫体内的解毒酶,为害虫抗药性进化提供动力(Lee, 2000; Chaton *et al.*, 2001),本研究也有类似的发现。本研究以LC₂₅浓度的乙基多杀菌素对西花蓟马进行逐代汰选后,发现西花蓟马对该药剂抗性不断增加,汰选第3代和第6代后抗性倍数分别为2.5和6.4倍,产生了低水平的抗性(表1),表明西花蓟马对乙基多杀菌素的抗性与用药时间的推移呈正相关关系。侯文杰(2012)研究发现西花蓟马对多杀菌素的抗性在1-42代内发展呈“J”型增长,当乙基多杀菌素胁迫多代会造成西花蓟马抗性激增,因此长期持续用药可能会导致西花蓟马种群的再暴发;而龚佑辉等(2010)的研究结果显示低剂量多杀菌素继代处理西花蓟马40多代后,抗性倍数仅有6.7倍。

不同学者研究结果不同,可能是由于在不同浓度杀虫剂选择压力下,西花蓟马的抗性发展速率不同。此外,本研究还发现,长期以菜豆豆荚饲养的西花蓟马更换菜豆植株饲养后,对乙基多杀菌素的敏感性也逐代下降,推测原因可能是西花蓟马从菜豆豆荚转移至菜豆植株后,随着取食代数的增加对新寄主的适应能力逐渐增强,对杀虫剂的抵抗力也有所增强。陈锐芬(2011)也发现西花蓟马在寄主转换初期表现出明显的不适应,如繁殖力和存活率下降。

代谢解毒是昆虫抵抗杀虫剂的重要途径,本研究发现经乙基多杀菌素多代胁迫后西花蓟马体内CarE和GSTs活性显著升高。此结果与龚佑辉等(2009)研究多杀菌素汰选36代后西花蓟马抗性品系体内CarE和GSTs活性显著升高的结果相似,说明西花蓟马可通过提高体内CarE和GSTs活性来增强对多杀菌素类杀虫剂的代谢。本研究中,乙基多杀菌素(LC₂₅)胁迫6代后西花蓟马2龄若虫体内MFOs和P450s活性降低(图1),与侯文杰(2012)研究显示多杀菌素(LC₅₀)汰选46代后的西花蓟马高抗品系CarE, GSTs和MFOs活性与敏感品系均无显著差异的结果不同,原因可能是胁迫时间或药剂浓度不同造成西花蓟马体内生化响应程度差异,也

可能与西花蓟马抗性增加后靶标位点的敏感性下降有关,还可能是因为 LC₂₅ 浓度乙基多杀菌素长期胁迫削弱了此 2 种酶在代谢解毒过程中的作用 (Espinosa *et al.*, 2005)。

本研究发现经 LC₂₅ 浓度乙基多杀菌素汰选 6 代的西花蓟马雌成虫寿命、产卵期和产卵量均显著下降(表 2),这与付步礼等(2017)研究表明抗乙基多杀菌素种群黄胸蓟马 *Thrips hawaiiensis* 雌虫寿命、繁殖力和存活率低于敏感品系的结果相似。说明西花蓟马可通过以降低种群适合度为代价来增强对杀虫剂的抗性(Wan *et al.*, 2021)。本研究还发现 LC₂₅ 浓度乙基多杀菌素处理后可造成西花蓟马后代发育历期缩短,繁殖力降低(表 3),说明药剂汰选对昆虫影响的累积效应。龙贵云等(2017)也发现吡蚜酮不仅能降低白背飞虱 *Sogatella furcifera* F₀ 代的繁殖力,抑制种群增长,对 F₁ 代也有影响。本结果表明乙基多杀菌素对西花蓟马种群的净增殖率和内禀增长率等种群参数没有明显影响(表 4),这可能是种群参数反映了昆虫生长发育时间、存活率、繁殖力及性比等各因素的综合影响(张孝羲, 2002),乙基多杀菌素处理虽对西花蓟马寿命、产卵量有明显的不利影响,但明显缩短发育历期、提高雌性比,最后正负作用相互抵消导致综合影响不显著,种群参数没有明显改变。此外,经乙基多杀菌素汰选的西花蓟马后代雌性比明显升高,说明西花蓟马雌性个体比雄性对杀虫剂具有更强的抵抗力。

综上所述,本研究结果表明,乙基多杀菌素连续胁迫下,西花蓟马一方面通过调节体内解毒酶活性对杀虫剂进行代谢解毒作为生化响应,另一方面以缩短发育历期、降低繁殖力和存活率等作为抗性发展的代价。此外,乙基多杀菌素连续处理 6 代后,西花蓟马生化响应以及发育和繁殖改变与杨广明等(2016)用该药剂只处理 1 代后对西花蓟马的影响不同,故推测乙基多杀菌素对西花蓟马的影响具有累积效应,其抗性会随西花蓟马的世代逐渐增加。因此在使用该药剂防治西花蓟马时,建议与其他类型杀虫剂轮换使用,以减缓抗性的发展。

参考文献 (References)

Bielza P, 2008. Insecticide resistance management strategies against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Pest Manag. Sci.*, 64(11): 1131–1138.

Chai HX, Shi DX, Zhang Q, Li JR, 2011. Recent advances in the insecticide of spinosyns. *Chem. Ind. Eng. Prog.*, 30(S2): 239–

243. [柴洪新, 史大昕, 张奇, 李加荣, 2011. 多杀菌素的研究进展. 化工进展, 30(S2): 239–243]

Chang C, Huang CY, Dai SM, Atlihan R, Chi H, 2016. Genetically engineered ricin suppresses *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) based on demographic analysis of group-reared life table. *J. Econ. Entomol.*, 109(3): 987–992.

Chaton PF, Ravanel P, Meyran JC, Tissut M, 2001. The toxicological effects and bioaccumulation of fipronil in larvae of the mosquito *Aedes aegypti* in aqueous medium. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 69(3): 183–188.

Chen RF, 2011. Studies on Host-adaptation of *Frankliniella occidentalis*. MSc Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. [陈锐芬, 2011. 西花蓟马对寄主植物的适应特性研究. 福州: 福建农林大学硕士学位论文]

Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1): 26–34.

Chi H, 2018. TWSEX-MSChart; a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. Available at <http://140.120.197.173/Ecology/>.

Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool. Acad. Sin.*, 24(2): 225–240.

Chi H, Su HY, 2006. Age-stage, two-sex life tables of *Aphidius gifuensis* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) with mathematical proof of the relationship between female fecundity and the net reproductive rate. *Environ. Entomol.*, 35(1): 10–21.

Dlamini TM, Allsopp E, Malan AP, 2019. Management of *Frankliniella occidentalis* (western flower thrips), and the potential use of entomopathogenic nematodes: A South African perspective. *Afr. Entomol.*, 27(2): 265–278.

Espinosa PJ, Contreras J, Quinto V, Grávalos C, Fernández E, Bielza P, 2005. Metabolic mechanisms of insecticide resistance in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Pest Manag. Sci.*, 61(10): 1009–1015.

Feng JN, Tian HG, Guo FZ, Deng XH, 2004. Review on cytochrome P450 of insects. In: Contemporary Entomological Research-Proceedings of the 60th Anniversary Memorial Conference and Academic Symposium of the Entomological Society. 200–206. [冯纪年, 田宏刚, 郭付振, 邓雪华, 2004. 昆虫细胞色素 P450 研究进展. 见: 当代昆虫学研究——中国昆虫学会成立 60 周年纪念大会暨学术讨论会论文集. 200–206]

Feyereisen R, 1999. Insect P450 enzymes. *Annu. Rev. Entomol.*, 44: 507–533.

Feyereisen R, 2011. Insect CYP genes and P450 enzymes. In: Gilbert LI ed. Insect Molecular Biology and Biochemistry. Elsevier, Amsterdam. 236–316.

Fu BL, Li Q, Xia XY, Tang LD, Qiu HY, Xie YX, Zeng DQ, Liu K, 2017. Moderate resistance to spinetoram reduces the fitness of *Thrips hawaiiensis* (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Entomol. Sin.*, 60(2): 180–188. [付步礼, 李强, 夏西亚, 唐良德, 邱海燕, 谢艺贤, 曾东强, 刘奎, 2017. 对乙基多杀菌素中度抗性降低黄

- 胸蓟马的适合度. 昆虫学报, 60(2): 180–188]
- Gao YF, Gong YJ, Cao LJ, Chen JC, Gao YL, Mirab-balou M, Chen M, Hoffmann AA, Wei SJ, 2021. Geographical and interspecific variation in susceptibility of three common thrips species to the insecticide, spinetoram. *J. Pest Sci.*, 94: 93–99.
- Gao YL, Reitz SR, 2021. Special issue on novel management tactics for the Western flower thrips. *J. Pest Sci.*, 94: 1–3.
- Gong YH, Wu QJ, Zhang YJ, Xu BY, 2009. Effect of sublethal concentration of spinosad on the activity of detoxifying enzymes in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Chin. J. Pestic. Sci.*, 11(4): 427–433. [龚佑辉, 吴青君, 张友军, 徐宝云, 2009. 亚致死浓度多杀菌素对西花蓟马解毒酶系活力的影响. 农药学报, 11(4): 427–433]
- Gong YH, Wu QJ, Zhang YJ, Xu BY, 2010. Selection of *Frankliniella occidentalis* with low dose of spinosad and its susceptibility to other insecticides. *Plant Prot.*, 36(4): 138–141. [龚佑辉, 吴青君, 张友军, 徐宝云, 2010. 多杀菌素低剂量处理西花蓟马对药剂敏感性的影响. 植物保护, 36(4): 138–141]
- Han WS, Wang LH, Sun HH, Gao XW, 2011. Research progress on sublethal effects of insecticides on insect. *China Plant Prot.*, 31(11): 15–20. [韩文素, 王丽红, 孙姗姗, 高希武, 2011. 杀虫剂对昆虫的亚致死效应的研究进展. 中国植保导刊, 31(11): 15–20]
- Hou WJ, 2012. Resistance Mechanisms of Western Flower Thrips (*Frankliniella occidentalis*) to Spinosad. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [侯文杰, 2012. 西花蓟马对多杀菌素抗性机理的研究. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]
- Hua NZ, 2015. A review of green biological insecticide spinosad and spinetoram. *Agrochemicals*, 54(1): 1–5. [华乃震, 2015. 绿色环保生物杀虫剂多杀霉素和乙基多杀菌素的述评. 农药, 54(1): 1–5]
- Huang YB, Chi H, 2013. Life tables of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae): with an invalidation of the jackknife technique. *J. Appl. Entomol.*, 137(5): 327–339.
- Lee CY, 2000. Sublethal effects of insecticide on longevity, fecundity, and behaviour of insect pests; a review. *Annu. Rev. Entomol.*, 11: 107–112.
- Li DY, Zhi JR, Zhang T, Zeng G, 2020. Effects of spinetoram and ethiprole on detoxification enzyme and acetylcholin esterase activity in *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Chin. J. Appl. Entomol.*, 57(6): 1385–1393. [李定银, 鄧军锐, 张涛, 曾广, 2020. 乙基多杀菌素和乙虫腈对西花蓟马解毒酶和乙酰胆碱酯酶活性的影响. 应用昆虫学报, 57(6): 1385–1393]
- Li PZ, Lu YY, Liang GW, Zeng L, 2014. Fitness cost of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) strain resistant to spinosad. *J. Environ. Entomol.*, 36(1): 67–70. [李培征, 陆永跃, 梁广文, 曾玲, 2014. 桔小实蝇抗多杀霉素的生物适合度代价. 环境昆虫学报, 36(1): 67–70]
- Li Y, He L, 2016. Insecticide susceptibility in *Myzus persicae* of different life stage and correlation with detoxification enzyme activity. *J. Environ. Entomol.*, 38(2): 408–413. [李勇, 何林, 2016. 不同虫态烟蚜对杀虫剂敏感性及其与解毒酶活力关系. 环境昆虫学报, 38(2): 408–413]
- Liu Y, Xiao CL, Luo F, Li JS, Kong XY, 2012. Field efficacy of five different insecticides on thrips of melon in facility cultivation. *J. Changjiang Veg.*, (22): 90–92. [刘勇, 肖春雷, 罗丰, 李劲松, 孔祥义, 2012. 乙基多杀菌素等5种药剂对设施甜瓜上蓟马的防效试验. 长江蔬菜, (22): 90–92]
- Long GY, Liu LL, Yang H, Wang Z, Jin DC, Zhou C, 2017. Sublethal effects of pymetrozine on the development, reproduction and insecticidal susceptibility of *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomol. Sin.*, 60(7): 790–798. [龙贵云, 刘磊磊, 杨洪, 王召, 金道超, 周操, 2017. 吡蚜酮对白背飞虱的发育、繁殖和药剂敏感性的亚致死效应. 昆虫学报, 60(7): 790–798]
- Ma KR, 2017. Influence of Planting Pattern and Varieties of Peanut on the *Frankliniella intonsa* (Trybom) Occurring and Its Control Technique Research. MSc Thesis, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong. [马凯悦, 2017. 花生种植模式和品种对花蓟马发生的影响和药剂防治技术研究. 山东泰安: 山东农业大学硕士学位论文]
- Ma SZ, 2013. Risk Assessment and Resistance Mechanism to Thiamethoxam in *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). MSc Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. [马绍智, 2013. 西花蓟马对噻虫嗪抗性风险评估和生化机制初探. 南京: 南京农业大学硕士学位论文]
- Orr N, Shaffner AJ, Richey K, Crouse GD, 2009. Novel mode of action of spinosad: Receptor binding studies demonstrating lack of interaction with known insecticidal target sites. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 95(1): 1–5.
- Otieno JA, Pallmann P, Poehling HM, 2016. The combined effect of soil-applied azadirachtin with entomopathogens for integrated management of western flower thrips. *J. Appl. Entomol.*, 140(3): 174–186.
- Qi X, Fu JW, You MS, 2019. Age-stage, two-sex life table and its application in population ecology and integrated pest management. *Acta Entomol. Sin.*, 62(2): 255–262. [齐心, 傅建伟, 尤民生, 2019. 年龄-龄期两性生命表及其在种群生态学与害虫综合治理中的应用. 昆虫学报, 62(2): 255–262]
- Reitz SR, 2009. Biology and ecology of the western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae): The making of a pest. *Fla. Entomol.*, 92(1): 7–13.
- Renkema JM, Krey K, Devkota S, Liburd OE, Funderburk J, 2020. Efficacy of insecticides for season-long control of thrips (Thysanoptera: Thripidae) in winter strawberries in Florida. *Crop Prot.*, 127: 104945.
- Sparks TC, Crouse GD, Dripps JE, Anzeveno P, Martynow J, Deamicis CV, Gifford J, 2008. Neural network-based QSAR and insecticide discovery: spinetoram. *J. Comput. Aid. Mol. Des.*, 22(6–7): 393–401.
- Tang T, Zhang YH, Cai TW, Deng XQ, Liu C, Li JM, He S, Li JH, Wan H, 2021. Antibiotics increased host insecticide susceptibility via collapsed bacterial symbionts reducing detoxification metabolism

- in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Pest Sci.*, 94(3): 757–767.
- Tian XL, Yin XH, Long YH, Li M, Cai T, Li RY, Zhu LJ, 2016. Effect of low dose spinetoram on detoxification enzymes in *Plutella xylostella*. *Chin. J. Pestic. Sci.*, 18(5): 589–595. [田雪莲, 尹显慧, 龙友华, 李明, 蔡滔, 李荣玉, 朱流红, 2016. 低剂量乙基多杀菌素对小菜蛾解毒酶的影响. 农药学报, 18(5): 589–595]
- Tuan SJ, Lee CC, Chi H, 2014a. Population and damage projection of *Spodoptera litura* (F.) on peanuts (*Arachis hypogaea* L.) under different conditions using the age-stage, two-sex life table. *Pest Manag. Sci.*, 70(5): 805–813.
- Tuan SJ, Lee CC, Chi H, 2014b. Erratum: Population and damage projection of *Spodoptera litura* (F.) on peanuts (*Arachis hypogaea* L.) under different conditions using the age-stage, two-sex life table. *Pest Manag. Sci.*, 70(12): 1936.
- Ullman DE, Meideros RB, Campbell LR, Whitfield AE, Sherwood JL, German TL, 2002. Thrips as vectors of tospoviruses. *Adv. Bot. Res.*, 36: 113–140.
- Wan YR, He BQ, Yuan GD, Wei GS, Wu QJ, 2016. Development of resistance to spinosyns in populations of western flower thrips in Beijing and Yunnan. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 53(2): 396–402. [万岩然, 何秉青, 苑广迪, 魏国树, 吴青君, 2016. 北京和云南地区西花蓟马对多杀菌素类药剂产生抗性. 应用昆虫学报, 53(2): 396–402]
- Wan YR, Zheng XB, Xu BY, Xie W, Wang SL, Zhang YJ, Zhou XG, Wu QJ, 2021. Insecticide resistance increases the vector competence: a case study in *Frankliniella occidentalis*. *J. Pest Sci.*, 94(1): 83–91.
- Wang L, Zhang YJ, Xie W, Wu QJ, Wang SL, 2016. Sublethal effects of spinetoram on the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 132: 102–107.
- Wang P, Lin GH, Huang DY, Li H, Liu XG, Huang ZY, 2017. Field efficacy of spinetoram against thrips pests on multiple different crops. *Agrochemicals*, 56(10): 771–774. [王彭, 林冠华, 黄大益, 李慧, 刘叙彬, 黄正谊, 2017. 乙基多杀菌素防治不同作物蓟马田间药效试验. 农药, 56(10): 771–774]
- 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 Entomol. Sin.*, 60(8): 912–919. [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 SY, Zhang AS, Li LL, Men XY, Zhou XH, Zhai YF, Liu YJ, Wei SJ, Yu Y, 2014. Insecticide resistance status of field populations of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in China and its control strategies. *Acta Entomol. Sin.*, 57(5): 621–630. [王圣印, 张安盛, 李丽莉, 门兴元, 周仙红, 翟一凡, 刘永杰, 魏书军, 于毅, 2014. 西花蓟马田间种群对常用杀虫剂的抗性现状及防治对策. 昆虫学报, 57(5): 621–630]
- Wang ZH, Gong YJ, Jin GH, Li BY, Chen JC, Kang ZJ, Zhu L, Gao YL, Reitz S, Wei SJ, 2016. Field-evolved resistance to insecticides in the invasive western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) in China. *Pest Manag. Sci.*, 72(7): 1440–1444.
- Watts JG, 1934. A comparison of the life cycles of *Frankliniella tritici* (Fitch), *F. fusca* (Hinds) and *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera: Thripidae) in South Carolina. *J. Econ. Entomol.*, 27(6): 1158–1159.
- Webster CG, Reitz SR, Perry KL, Adkins S, 2011. A natural M RNA reassortant arising from two species of plant- and insect-infecting bunyaviruses and comparison of its sequence and biological properties to parental species. *Virology*, 413(2): 216–225.
- Wu HH, Cong SB, Lv L, Huang MS, Wan P, Jiang GM, Wang P, 2016. Toxicity of spinetoram against *Stenchaetothrips biformis* and its safety to rice. *Agrochemicals*, 55(10): 767–770. [武怀恒, 丛胜波, 吕亮, 黄民松, 万鹏, 姜干明, 王彭, 2016. 乙基多杀菌素对水稻蓟马的生物活性及对水稻的安全性. 农药, 55(10): 767–770]
- Yang GM, Zhi JR, Li SX, Liu L, 2016. Sublethal effects of spinetoram and azadirachtin on development and reproduction of *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Chin. J. Appl. Ecol.*, 27(11): 3698–3704. [杨广明, 邹军锐, 李顺欣, 刘利, 2016. 乙基多杀菌素和印楝素对西花蓟马生长发育及繁殖的亚致死效应. 应用生态学报, 27(11): 3698–3704]
- Yang X, Buschman LL, Zhu KY, Margolies DC, 2002. Susceptibility and detoxifying enzyme activity in two spider mite species (Acari: Tetranychidae) after selection with three insecticides. *J. Econ. Entomol.*, 95(2): 399–406.
- Zhang LL, 2014. The Stress Effects of Spinetoram on *Helicoverpa armigera* and Its Influence on Natural Enemies. PhD Dissertation, China Agricultural University, Beijing. [张丽丽, 2014. 乙基多杀菌素对棉铃虫的胁迫效应及对天敌影响研究. 北京: 中国农业大学博士学位论文]
- Zhang XL, Liao X, Mao KK, Yang P, Li DY, Alia E, Wan H, Li JH, 2017. The role of detoxifying enzymes in field-evolved resistance to nitenpyram in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in China. *Crop Prot.*, 94: 106–114.
- Zhang XX, 2002. Insect Ecology and Forecast. 3rd ed. China Agriculture Press, Beijing. [张孝羲, 2002. 昆虫生态及预测预报. 第3版. 北京: 中国农业出版社]
- Zhang ZK, Wu SY, Lei ZR, Kang PZ, Du YN, Zhang LR, 2019. Toxicity and control efficacy of insecticides against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *J. Biosaf.*, 28(2): 127–132. [张治科, 吴圣勇, 雷仲仁, 康萍芝, 杜玉宁, 张荣荣, 2019. 不同杀虫剂对西花蓟马的室内毒力及田间药效. 生物安全学报, 28(2): 127–132]

(责任编辑: 赵利辉)