35 Dorn A. *J. Appl. Entomol.*, 1986, **102**: 313 ~ 319.
36 Steffens R., Schmutterer H. *Z. Angew. Entomol.*, 1982, **14**: 98 ~ 103.
37 Ochse L. Zur Wirkung von Rohextrakten aus Samen des Niembaumes (*Azadirachta indica* A. Juss) auf die Baumwollrotwanze (*Dysdercus fasciatus* Sign.) Dipl. Thesis. Univ. Giesen, FGR, 1981.
38 Lale N. E. S., Mustapha A. *J. Stor Prod Res.*, 2000, **36**(3): 215 ~ 222.
39 Naumann K., Isman M. B. *Entomol. Exp. Appl.*, 1995, **76**: 115 ~ 120.
40 Seljåsen R., Meadow R. *Crop Prot.*, 2006, **25**: 338 ~ 345.
41 Singh S. *J. Appl. Entomol.*, 2003, **127**: 540 ~ 547.
42 嵇保中, 孙元霄. 中国森林病虫, 2002, **21**(6): 23 ~ 28.
43 Ruscoe C. N. E. *Nature*, 1972, **236**: 159 ~ 60.
44 金党琴, 祝树德. 现代农药, 2005, **4**(2): 28 ~ 30.
45 Ma D.-L., Gordh G., Zalucki M. P. *J. Aust. Entomol.*, 2000, **39**: 301 ~ 304.
46 Gelbič I., Němec V. *J. Appl. Entomol.*, 2001, **125**: 417 ~ 422.
47 Steets R. Z. *Angew. Entomol.*, 1976, **77**: 306 ~ 312.
48 Schlüter U. In: Schmutterer H., Ascher K. R. S., Rembold H. (eds), Natural Pesticides from the Neem Tree. Proc. 1st Int. Neem Conf, Rottach-Egern, Eschborn GTZ, 1981. 97 ~ 104.
49 Schlüter U. In: Schmutterer H., Ascher K. R. S. (eds.), Proc. 3rd Int. Neem Conf. Nairobi, Eschborn GTZ, 1981. 331 ~ 348.
50 Stein U. Ms Thesis. Univ. Calif., Berkeley. 1984.
51 Weathersbee III A. A., Tang Y. Q. *J. Econ. Entomol.*, 2002, **95**(4): 661 ~ 667.
52 Hussein H. M., Dimetry N., Zidan Z., Iss-Hak R. R., Sehnal F. *J. Appl. Entomol.*, 2005, **129**(3): 142 ~ 148.
53 Garcia E S, Rembold H. *Insect Physiol.*, 1984, **12**: 939 ~ 941.
54 Salehzadeh A., Akhkha A., Cushley W., Adams R. L. P., Kusel J. R., Strang R. H. C. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 2003, **33**: 681 ~ 689.
55 Hilje L., Stansly P. A., Carballo M., Mora G. A. In: Proc. 3rd International *Bemisia* Workshop. Barcelona, Spain: 2003. 17 ~ 20.
56 Abou-Fakhr Hammad E. M., Zoumajian H., Talhouk S. *J. Appl. Entomol.*, 2001, **125**(8): 483 ~ 488.
57 Coudriet D. L., Prabhaker N., Meyerdirk D. E. *Environ. Entomol.*, 1985, **14**: 776 ~ 779.
58 Prabhaker N., Toscano N. C., Henneberry T. J. *J. Econ. Entomol.*, 1999, **92**(1): 40 ~ 46.
59 Kumar P., Poehling H.-M., Borgemeister C. *J. Appl. Entomol.*, 2005, **129**(9/10): 489 ~ 497.
60 Souza A. P., de Vendramin J. D. *Neotrop. Entomol.*, 2005, **34**(1): 83 ~ 87.

马铃薯甲虫防治技术及其抗药性研究进展*

张 衡 李学锋 王成菊 邱立红**

（中国农业大学理学院应用化学系 北京 100094）

Advances in the researches on control and inseticide resistance in *Leptinotarsa decemlineata*. ZHANG Heng, LI Xue-Feng, WANG Cheng-Ju, QIU Li-Hong* (*Department of Applied Chemistry, College of Science, China Agricultural University*, Beijing 100094, China)

Abstract Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say) is a destructive quarantine insect pest. The controlling techniques for Colorado potato beetle include agricultural and physical methods (by crop rotation and trench traps etc.), biological control (by using microbial insecticides or active extracts from plants, introduction of natural enemies etc.) and chemical control (by using organophosphates, carbamates, pyrethroids and other new insecticides). The resistance mechanism mainly involved the enhanced activities of relevant metabolic enzyme, especially cytochrome P450s; the genetics of resistance was usually autosomal, incompletely recessive and polygenic. The resistance monitoring techniques include traditional bioassay and gene-mutation detection methods. The latters, including solid-phase minisequencing (SPMS), single-stranded conformational polymorphism (SSCP), bi-directional PCR amplification of specific alleles (bi-PASA) etc, are playing more and more important role in the resistance

* 农业部高毒农药替代示范工程项目。

** 通讯作者, E-mail: qlihong@hotmail.com

收稿日期: 2006-05-16, 修回日期: 2006-10-19

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

monitoring of colorado potato beetle.

Key words colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, controlling techniques, resistance

摘 要 马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*(Say)是世界上重要的毁灭性检疫害虫。国内外针对马铃薯甲虫的防治技术包括农业及物理防治(与非寄主作物合理倒茬轮作,诱集捕杀等)、生物防治(利用微生物农药和植物活性提取物防治,引进天敌控制)以及化学防治(使用有机磷、氨基甲酸酯、拟除虫菊酯类及其他新型杀虫剂防治)等。马铃薯甲虫对杀虫剂的抗性主要与体内代谢酶系、尤其是多功能氧化酶系活性升高有关;抗性遗传方式多为常染色体控制的不完全隐性遗传。抗性检测技术包括传统生物测定法和基因检测法,后者主要包括固相微型测序、单链构象多态性、双向等位特异 PCR 扩增等,这些新技术在抗药性监测中将发挥越来越重要的作用。

关键词 马铃薯甲虫,防治技术,抗药性

1 国内外马铃薯甲虫发生及危害概况

马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*(Say)属鞘翅目叶甲科,又称马铃薯叶甲或科罗拉多马铃薯甲虫(colorado potato beetle),在我国新疆地区有时被称为"蔬菜花斑虫"[1],是世界著名的毁灭性检疫害虫。该虫原产于北美,随后传入法国、德国、西班牙、意大利、东欧、南美洲一些国家,并在这些国家或地区造成严重危害。凡是茄科植物都有可能遭到该虫危害,其中马铃薯是最适寄主,此外还有番茄、油葵、棉花、茄子等。成、幼虫危害马铃薯叶片和嫩尖,可把马铃薯叶片吃光,尤其是在马铃薯始花期至薯块形成期为害,一般情况下造成减产 30% ~ 50%,发生严重的地区减产达 90%,而且能传播马铃薯其它病害,如褐斑病、环腐病等。

马铃薯甲虫自 20 世纪 90 年代从哈萨克斯坦口岸传入我国新疆塔城、伊犁、乌鲁木齐县等地,被我国列为"进境植物检疫危险性病、虫、杂草名录"一类有害生物[2],目前已扩散到新疆大半地区,发生面积达 2.7 万 km^2,其危害呈快速上升趋势[3]。据报道,该虫在伊犁河谷每年发生面积约 0.7 万 km^2,造成直接经济损失达 1 000万元左右,严重发生田块产量损失达 50% 以上[4]。

本文综述了国内外针对马铃薯甲虫的防治技术及其抗药性机理和抗性检测技术的研究进展,以期为国内该虫的防治及其抗药性预防和治理提供一些参考。

2 马铃薯甲虫防治技术

马铃薯甲虫的防治技术包括农业防治、物理防治、生物防治及化学防治等,其中化学防治仍是目前主要的防治方法。

2.1 农业及物理防治

在栽培上采取与非寄主作物轮作倒茬,合理地与禾本科、豆科作物轮作,可以推迟或减轻 1 代马铃薯甲虫为害程度[4]。此外,采取促使马铃薯早熟的栽培管理措施,对控制当年或第 2 年甲虫密度有较好作用[5]。还可采取火烧、在马铃薯地里挖"V"字形沟诱杀,或用真空吸虫器和丙烷火焰器等进行物理与机械防治。科学家们根据马铃薯甲虫对茄科植物气味具有特异的嗜好性,已人工合成了能用于引诱这些甲虫的"香味剂",更利于诱杀此害虫。

2.2 生物防治

使用微生物农药。苏云金杆菌(Bt)是广泛用于防治马铃薯甲虫的微生物农药,在部分地区此虫已对该药产生了一定程度的抗药性,致使防治效果明显降低,但含 cry1Ac 和 cry3A 基因的广谱重组 Bt 菌 Lcj-12 等对该虫等鞘翅目害虫的杀虫效果依然良好;白僵菌可以有效防治该虫的低龄幼虫和卵,而且与敌百虫混用的效果更好[6]。捨津贺色杆菌(*Chromoba cterium suttsuga*)产生的多种毒素,可以有效地防治该虫[7];Martin 等从寄生在异小杆线虫消化道内的一种发光杆菌(*Photorhadus luminescens*)中找到一种由 A, B, C, D 4 种成分组成的蛋白复合

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

物,该复合物对鳞翅目、鞘翅目和双翅目害虫都有很强的毒杀活性[8]。

引进天敌可以对马铃薯甲虫进行有效的控制。在欧洲,早在 20 世纪 20~30 年代即从美洲引进了二点益蝽蜷 *Perillus bioculatus*、斑腹刺益蝽 *Podisus maculiventris* 等天敌,对马铃薯甲虫表现出了良好的控制效果。在美国,曾经引进欧洲捕食性椿象,1 头椿象每年能捕食 1 250 头马铃薯甲虫,而且与 Bt 同时使用具有协同增效作用,害虫死亡率可达 60%~97%[9]。引入加拿大寄生蝇,可以寄生马铃薯甲虫幼虫,导致其死亡。美国北卡莱罗纳州调查表明,在未施用化学药剂的田间有 13 种捕食马铃薯甲虫幼虫和卵的天敌,其中 *Coleomegilla maculata* 是取食马铃薯甲虫最多的天敌,主要捕食其小幼虫和卵;此外,如 *Lebia analis* 和 *Collops quadrimaculatus*[10]。

从植物中提取的活性物质可显著减少马铃薯甲虫的取食,并能提高幼虫和蛹的死亡率,降低成虫产卵量。其中丁香总科和木兰总科对此虫的抑食率最高。已报道的植物或其活性提取物有[11~17]:茄碱、番茄素、闹羊花素-Ⅲ、灰木毒素-Ⅲ、山月桂毒素、龙葵、黑胡椒提取物、苍耳提取物、黏果酸浆(含环氨五羟基氧麦角甾酸内酯)、紫苜蓿顶部和根部提取的皂角苷等。

2.3 化学防治

化学防治具有便捷、高效且效果稳定等优点,在马铃薯甲虫大发生期,重点抓好 1、2 代幼虫化学药剂防治,科学合理用药特别是注重轮换和交替使用不同种类农药,是非常重要的防治手段。国内多采用有机磷类、氨基甲酸酯类、拟除虫菊酯类杀虫剂防治此虫,而国外由于此虫已产生较高抗性,防治中多采用作用机制新颖的药剂。近几年报道的用于防治马铃薯甲虫的药剂有[18~26]:(1)有机磷类:敌敌畏、氧乐果、伏杀磷、乙嘧硫磷等。(2)氨基甲酸酯类:呋喃丹等土壤处理越冬成虫死亡率可达 90%以上。(3)拟除虫菊酯类:溴氰菊酯、氰戊菊酯、三氟氯氰菊酯、顺式氰戊菊酯、高效氯氰菊酯、联苯菊酯等,加入 PBO 可大幅度提高防效。(4)新烟碱类:吡虫啉与白僵菌混用有很好的增效作用;噻虫嗪、啶虫脒对 2 龄和 3 龄幼虫效果良好。(5)生长调节剂类 双酰肼类虫酰肼、环氧酰肼、甲氧虫酰肼,防治末龄幼虫时加入美替拉酮、DEM 有很好的增效作用;几丁质合成抑制剂除虫脲、氟铃脲、氟虫脲、伏虫隆、噻嗪酮等。(6)阿维菌素类:阿维菌素和甲氨基阿维菌素苯甲酸盐,加入 PBO 或 DEF 有很好的增效作用。

在使用化学药剂防治时,还应该注意对天敌的保护以维持生态系统的平衡。Lucas 等研究了马铃薯甲虫的一种天敌 *Coleomegilla maculata lengi* (Col., Coccinellidae)和 4 种杀虫剂(吡虫啉、氟铝酸钠、环丙氨嗪、Bt)的相容性问题。结果表明,在马铃薯甲虫综合治理中使用吡虫啉对该天敌危害很大,氟铝酸钠的危害较轻,环丙氨嗪、B. t. 与该天敌有良好的相容性[27]。

3 马铃薯甲虫抗药性机理及检测技术研究进展

据国外报道,马铃薯甲虫对杀虫剂容易产生抗药性,对于一种新的杀虫剂,往往在使用后 2~4 年就产生明显的抗药性[28]。Harris 等研究了魁北克的马铃薯甲虫对克百威和其他几种杀虫剂的抗性,发现其对克百威抗性高达 1 600 倍,对 DDT、硫丹、甲基对硫磷、杀扑磷和一些拟除虫菊酯类杀虫剂也有一定抗性,而且 DDT 和拟除虫菊酯类之间有低水平的交互抗性[29]。Mota-Sanchez 等研究了纽约长岛地区 10 种新烟碱类杀虫剂和多杀菌素对马铃薯甲虫的抗性和交互抗性问题,发现此虫对吡虫啉已产生 309 倍的抗性,对其它 9 种从未在该地区使用的药剂也有较高的交互抗性[30]。

3.1 抗药性机理研究进展

国外研究发现,马铃薯甲虫抗性的产生主要与体内代谢酶系活性升高有关,而与作用靶标敏感性和表皮穿透速率的变化关系不大,抗性遗传方式多为常染色体控制的不完全隐性遗传,由单基因或多基因控制。

Rose 和 Brindley 研究了抗氨基甲酸酯类杀虫剂的马铃薯甲虫的主要代谢酶活性,发现多

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

功能氧化酶系O－脱甲基活力升高，抗性与微粒体中NADPH－细胞色素c还原酶和多功能氧化酶氧化活性升高有关，而抗性和敏感个体的药剂穿透体壁速率相差不大[31]。Wegorek用增效醚和甲萘威作为增效剂研究了波兰的马铃薯甲虫对拟除虫菊酯类杀虫剂的抗性，发现其主要机制是氧化代谢的增强[32]。Stankovic等研究了塞尔维亚对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂抗性的马铃薯甲虫，指出羧酸酯酶过量产生是马铃薯甲虫对有机磷杀虫剂的抗药性机制，但对氨基甲酸酯类杀虫剂而言则是乙酰胆碱酯酶作用位点的改变[33]。

Argentine等研究发现马铃薯甲虫对Abamectin的产生抗性的因子是多基因的，位于常染色体上，为不完全隐性，不属于伴性遗传及细胞质遗传。他们利用2种不同的方法建立了马铃薯甲虫室内汰选品系AB-Lb和田间汰选品系AB-Fd 2个Abamectin抗性品系，发现PBO对AB-Lb和AB-Fd均具有明显的增效作用，2个抗性品系中的P450含量均显著提高，离体及活体代谢物中的Abamectin氧化代谢产物含量明显增加，证明多功能氧化酶对Abamectin的氧化代谢能力增强是产生抗性的主要原因。酯酶、尤其是羧酸酯酶的活性及Vmax在加入酯酶抑制剂DEF后，均比敏感品系的高，用羧酸酯酶抑制剂DFP抑制后，酯酶的活性却相差不大，由此推测羧酸酯酶活性增强也是引起抗性的因子之一[34,35]。

芮昌辉等对美国密执安州田间种群在实验室用吡虫啉进行抗药性汰选及遗传方式测定，结果表明吡虫啉低抗种群的抗性为常染色体控制的不完全隐性遗传，显性度为－0.57，回交后代χ^2检验表明抗性受单基因控制[36]。

3.2 抗药性检测技术研究进展

抗药性监测是指导田间合理使用农药的基础。早期的抗药性监测主要采用传统生物测定法，如采用点滴法测定药剂对昆虫种群的致死中量(LD_{50})，通过与敏感种群的LD_{50}值相比较，计算出抗性倍数，或者利用一个(或多个)能区分抗性与敏感个体的农药剂量(或浓度)来监测害虫的抗药性，从而确定最佳的施药浓度。

随着分子生物学的迅速发展以及对抗药性生理生化和分子机制认识的深入，出现了一系列新的研究方法和技术，如根据与抗性相关的点突变而设计的基因型检测技术，包括固相微型测序(solid-phase minisequencing，SPMS)、单链构象多态性((single-stranded conformational polymorphism，SSCP)、双向等位特异PCR扩增(bi-directional PCR amplification of specific alleles，bi-PASA)，这些分子技术将在马铃薯甲虫抗性监测中发挥越来越重要的作用。

SSCP是将PCR产物变性后的单链在非变性聚丙烯酰胺凝胶上电泳，折叠成不同的构象的单链迁移率不同，发生突变的待检片段就会与野生型片段区分开来。bi-PASA由快速检测单碱基突变的等位特异扩增技术(PASA)改进而来，需要设计2对引物，1对为外部引物，另1对为内部等位基因特异性引物，在一个PCR中就能区分出杂合子与纯合子。Kim等分别用生物测定法、bi-PASA和SSCP测定了马铃薯甲虫的16个田间种群对氯菊酯的抗性，发现后两者相对于前者可靠性分别为95%和86%[37]。

SPMS是一种用来检测扩增片段单个碱基的变化、小片段的删除或插入的技术，将PCR和酶联免疫吸附测定(ELISA)相结合，通常标记2种不同的dNTP(采用荧光、地高辛配基、同位素等标记)来检测核苷酸的变化。地高辛配基标记的序列首先进行抗过氧化物酶染色，再测定蓝色氧化产物的OD值，根据OD值的变化判定害虫的抗药性水平。Zhang等利用地高辛标记的dATP分析了马铃薯甲虫的谷硫磷抗性品系(AZ-R)和敏感品系(SS) AChE基因组DNA和cDNA，发现敏感品系(SS)由于在突变位点有野生型碱基T，蓝色氧化产物的OD值为0.319(±0.05)，而抗性品系(AZ-R)在突变位点有突变碱基C，OD值仅为0.031(±0.018)[38]。

Clark等使用SPMS对马铃薯甲虫电压敏感性钠离子通道kdr基因突变L1014F研究发现，在突变位点上抗性品系(PE-R)有突变碱基T，敏感品系(SS)有未突变碱基C，因此抗性纯合

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

子等位基因生成的蓝色氧化物的 OD 值最高，而敏感纯合子等位基因生成的蓝色氧化物的 OD 值最低，杂合子等位基因生成的蓝色氧化物的光密度值则位于上述两者之间[39]。他们又综合使用以上 3 种技术对 S291G 和 L1014F 进行了分子检测比较，发现 bi-PASA 由于使用了 2 个等位基因，是抗性或敏感纯合子和杂合子最快速有效的基因分型方法，但结果与模板 DNA 的质量密切相关；SSCP 也是检测杂合子等位基因有效的基因分型方法，且结果与模板 DNA 的质量关系不大，但需要较长的检测过程；SPMS 在同样的反应条件下，可以鉴定出所有的突变，而且一次可以分析 96 个样品，但在检测杂合子等位基因方面不如 SSCP 和 bi-PASA 灵敏。检测抗性基因时应首先用 bi-PASA 进行检测，然后用 SSCP 和 SPMS 来检验检测的结果[39]。

4 展望

虽然马铃薯甲虫侵入我国时间不长，但向东扩散速度非常快，造成的危害也必将越来越大。我们认为从综合防治的观点出发，借鉴国外先进的农业防治、物理防治、生物防治及化学防治等技术并综合利用，可避免化学农药的大量使用，从而可以延缓该虫抗药性的发展。同时，还应加强该虫的田间抗药性监测，应用各种检测技术准确判断其抗性发展变化，使其对我国农业生产造成的损失降到最低限度。

参 考 文 献

1 马铃薯甲虫专用杀虫剂. 北京天山黑马生物技术有限公司产品介绍. http://www.tshm.com.cn/c3.htm.

2 中华人民共和国进境植物检疫危险性病、虫、杂草名录. 农(检疫)字(1992)第 17 号.

3 姚文国. 植物保护, 1994, **20**(4): 36.

4 何海明. 中国植保导刊, 2005, **25**(4): 32~34.

5 赵建周. 植物保护, 1995, **21**(4): 35~36.

6 商鸿生. 植物检疫学. 北京: 中国农业出版社, 1995. 46.

7 汪开治. 生物技术通报, 2005, **5**: 30.

8 Martin P. A. W., Blackburn M., Shropshire A. D. S. *J. Econ. Entomol.*, 2004, **97**(3): 774~780.

9 Cloutier C., Jean C. *J. Econ. Entomol.*, 1998, **91**(5): 1 096~1 108.

10 Hilbeck A., Kennedy G. G. *Bio. Control*, 1996, **6**(2): 273~282.

11 Mitchell B. K. *Chem. Ecol*, 1987, **13**(10): 2 009~2 022.

12 胡美英, 赵善欢. 华南农业大学学报(自然科学版), 1992, **13**(3): 9~15.

13 赵博光. 植物检疫, 1996, **10**(3): 137~138.

14 Scott I. M., Jensen H. *Arch Insect Biochem. Physiol*, 2003, **54**(4): 212~225.

15 Cetinsoy S., Tamer A., Aydemir M. *Turkish. J. Agri. Fores.*, 1998, **22**(6): 543~552.

16 Kroiss L. J., Broz K. L., Tong C. B. S., Hutchison W. D. *J. Entomol. Sci.*, 2002, **37**(3): 244~253.

17 Szczepanik M., Krystkowiak K., Jurzysta M. Biay Z. *Acta. Agrobotan.*, 2001, **54**(2): 35~45.

18 Surkus J. *Zemdirbyste, Mokslo. Darbai.*, 2003, **81**: 209~220.

19 Furlong M. J., Groden E. *J. Econ. Entomol.*, 2001, **94**(2): 344~356.

20 Pruszynski S., Wegorek P. *Progre. Plant Protect.*, 2004, **44**(1): 292~299.

21 Smagghe G. *J. Appl. Entomol.*, 2004, **128**(7): 465~468.

22 Brudea, V. *Probl. Protect. Plant.*, 2002, **30**(2): 219~224.

23 Zabel A., Kostic M., Sivcev I., Draganic M., Injic D. *Acta Hortiault.*, 1997, **46**(2): 397~404.

24 邱立红, 张文吉. 中国农业大学学报, 1999, **4**(1): 43~48.

25 Cutler G. C., Scott-Dupree C. D., Tolman J. H., Harris C. R. *Pest. Manag. Sci.*, 2005, **61**(11): 1 060~1 068.

26 魏鸿钧, 黄文琴. 植物检疫, 1994, **8**(2): 80~81.

27 Lucas E., Giroux S., Demougeot S., Duchesne R. M., Coderre D. *J. Appl. Entomol.*, 2004, **128**(3): 233~239.

28 朱西儒, 徐志宏, 陈枝楠. 植物检疫学. 北京: 化学工业出版社, 2004. 242~243.

29 Harris C. R., Svec H. J. *J. Econ. Entomol.*, 1981, **74**(4): 421~424.

30 Mota-Sanchez D., Hollingworth R. M., Grafius E. J. *Pest. Manag. Sci.*, 2006, **62**: 30~37.

31 Rose R. I., Brindley W. A. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1985, **23**(1): 74~84.

32 Wegorek P. *Progre. Plant Protec.*, 2004, **2**(44), 1 208~1 211.

33 Stankovic S., Zabel A., Kostic M., Manojlovic B., Rajkovic S. J. *Pest. Sci.*, 2004, **77**(1): 11~15.

34 Argentine J. A., Clark J. M. *Pestic. Sci.*, 1990, **28**(1): 17~24.

35 Argentine J. A., Clark J. M., Lin H. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1992, **44**(3): 191~207.

36 芮昌辉, Beth B. A., Grafius E. J. 见: 李典谟主编, 走向 21 世纪的中国昆虫学. 北京: 中国科学技术出版社, 2000.

37 Kim H., Hawthorne D. J., Peters T., Dively G. P., Clark J. M. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2005, **81**(2): 85~96.

38 Zhang A. G., Dunn J. B., Clark J. M., Marshall. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1999, **65**(1): 25~35.

39 Clark J. M., Lee S. H., Kim H. J., Yoon K. S., Zhang A. *Pest Manag. Sci.*, 2001, **57**(10): 968~974.

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n