



实蝇害虫抗药性研究进展*

敖国富^{1, 2**} 林 嘉¹ 刘旭祥¹ 季清娥^{1***}

(1. 福建农林大学益虫研究所, 联合国(中国) 实蝇防控研究中心, 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 生物农药与化学教育部重点实验室, 福州 350002; 2. 安顺学院农学院, 安顺 561000)

摘 要 实蝇科昆虫中的橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*、瓜实蝇 *B. cucurbitae*、南亚实蝇 *B. tau*、柑橘大实蝇 *B. minax* 和枣实蝇 *Carpomya vesuviana* 等害虫危害作物和果树后造成一定经济损失, 而在生产中为追求快速高效常采用化学防治方法控制。但在长期化学防治过程中, 实蝇害虫采取代谢、基因靶、行为和肠道共生菌等系列机制对杀虫剂产生抗药性。本文综述实蝇害虫对杀虫剂的防治现状、抗药性、抗性机制及抗性治理策略, 以期为其防治提供参考。

关键词 实蝇; 杀虫剂; 抗药性; 机制

Advances in research on insecticide resistance in the Tephritidae

AO Guo-Fu^{1, 2**} LIN Jia¹ LIU Xu-Xiang¹ JI Qing-E^{1***}

(1. Institute of Beneficial Insects, UN (China) Center for Fruit Fly Prevention and Treatment, State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, Key Laboratory of Biopesticide and Chemical Biology, Ministry of Education, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. College of Agriculture, Anshun University, Anshun 561000, China)

Abstract Fruit flies such as *Bactrocera dorsalis*, *B. cucurbitae*, *B. tau*, *B. minax* and *Carpomya vesuviana* inflict serious economic losses on fruit producers. Chemical control methods are often used for the rapid and efficient control of these pests. However, long-term exposure to pesticides typically results in fruit flies developing pesticide resistance through a series of mechanisms, such as metabolizing toxins, changing gene targets, behavioral changes and gut symbiotic bacteria. This paper reviews the current situation regarding pesticide resistance, resistance mechanisms and control strategies with respect to fruit flies in the family Tephritidae.

Key words Tephritidae; insecticide; drug resistance; mechanism

实蝇(双翅目 Diptera: 实蝇科 Tephritidae)是一类主要分布于热带、亚热带和温带地区重要的经济害虫, 对农业、林业和国际贸易具有重要的影响 (Carroll *et al.*, 2002)。据统计, 目前约有 4 500 多种实蝇在全球分布, 寄主范围极其广泛, 约 250 种直接危害规模种植的果蔬农产品, 主要以卵、幼虫或蛹随寄主果实、包装物或交通

工具等传播, 当环境条件适宜时, 实蝇在该地区暴发并迅速扩散, 严重影响农产品进出口贸易, 成为国际公认的危险性害虫, 目前很多国家将一些实蝇列入重要检疫对象 (梁广勤等, 2003, 2008; 陈乃中, 2009; 许桓瑜等, 2015)。近十余年来, 实蝇害虫在我国一些省份或地区暴发成灾, 给当地农业种植企业和农户造成不同程度的

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD0202000); 贵州省教育厅自然科学研究创新团队(编号: 黔教合人才团队字[2015]71); 贵州省科技厅安顺市政府安顺学院三方联合基金(编号: 黔科合 LH 字[2014]7503)

**第一作者 First author, E-mail: guofuao@asu.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: jiqinge@yeah.net

收稿日期 Received: 2019-04-02; 接受日期 Accepted: 2019-04-28

经济损失。为减轻对产业化种植农特产品的经济损失,常采取大量喷撒杀虫剂降低实蝇种群数量。与此同时,实蝇害虫对杀虫剂的抗药性随之产生,导致施用常规剂量的杀虫剂收效甚微,需加大剂量或更换毒力更强的杀虫剂方可暂时缓解。实蝇害虫抗药性是一个不断进化的过程,抗药性个体增多并且抗性基因频率增加时抗性水平发生改变,导致防治难度加大。因此,需要全面的探索实蝇害虫的抗性分子机理、设计合理抗性管理策略以及研究抗性发展。本文拟就实蝇害虫对杀虫剂的防治现状、抗药性、抗性机制及抗性治理策略做一综述,以期为其防治提供参考。

1 实蝇害虫化学防治现状及抗药性

在我国对作物和果树发生为害的实蝇害虫主要有橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis*、瓜实蝇 *B. cucurbitae*、南亚实蝇 *B. tau*、柑橘大实蝇 *B. minax*、辣椒实蝇 *B. latifrons* 和枣实蝇 *Carpomya vesuviana* 等,为减少此类实蝇害虫造成的损失,常采用杀虫剂对其进行防治。目前防治橘小实蝇的杀虫剂包括有机磷类、拟除虫菊酯类、氨基甲酸酯和特异性杀虫剂。在田间防治橘小实蝇选用杀虫剂有敌百虫(白巧和宋福猛,1997)、甲基辛硫磷(梁广勤等,2003)、马拉硫磷(梁广勤等,2008)、敌敌畏(和万忠等,2002)、20%三唑磷和1.8%爱福丁(孙国坤等,2000)等药剂。在防治南亚实蝇时常采用毒饵喷雾技术,使用药剂有二嗪农或敌百虫、2.5%溴氰菊酯乳油、5%氟虫腈乳油、50%丙溴磷、10%氯氰菊酯和30%氟氯氰等(Hasyim *et al.*, 2007)。陈志麟等(1998)对辣椒中的辣椒实蝇幼虫用溴甲烷熏蒸后,在15-32℃、最佳处理浓度和时间(CT)60-80 g·m⁻³·h⁻¹范围内,能快速熏杀辣椒中的实蝇幼虫且对新鲜辣椒安全。在柑橘大实蝇诱杀剂中使用的杀虫剂主要有敌百虫(李杖黎等,2012)、敌敌畏(吴永红等,2011)、灭多威(黄聪等,2014)和啉虫脒(石永芳等,2019)等。在枣实蝇防治时选用马拉硫磷、敌敌畏、辛硫磷、毒死蜱、吡虫啉和溴氰菊酯等药剂(阿地力·沙

塔尔等,2010;何善勇等,2010;喻峰等,2011)。对地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 幼虫为害的寄主果树,以二嗪农、马拉硫磷地面喷药,用以杀死土壤中的幼虫和蛹(Rudy和周卫平,1982;梁广勤等,1997)。

除传统的化学合成杀虫剂外,生物源农药也逐渐用于实蝇害虫的防治。微生物农药蜡蚧轮枝菌 *Verticillium lecanii* MZ041024 菌株和球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* XD0104015 菌株在室内对南亚实蝇幼虫、成虫和蛹具有较强的毒力,其中在3.0×10⁸个孢子/mL浓度下南亚实蝇各虫态的死亡率均达最高(孙燕等,2013;袁盛勇等,2015)。钟梯(2015)3次喷施0.02%多杀霉素饵剂防治田间苦瓜上的瓜实蝇具有很好的防治效果,持效期长。而南亚实蝇经不同浓度阿维菌素处理后,单雌产卵量和卵孵化率均显著减少,雌雄成虫谷胱甘肽-S-转移酶活力均随成虫日龄的增加而显著升高,子代幼虫和蛹谷胱甘肽-S-转移酶活力增加(何超等,2019)。同样,利用植物源农药印楝素可有效驱避瓜实蝇成虫产卵,对幼虫和蛹也有显著的毒杀活性和生长抑制作用(Singh, 2003)。此外,利用阿维菌素对沙棘绕实蝇 *Rhagoletis batava obseuriosa* 成虫的触杀效果较显著,其次为苦参碱,印楝素的触杀效果不显著(李莎莎等,2018)。

目前由于防治实蝇害虫的各种杀虫剂在田间频繁和大量使用,实蝇害虫对杀虫剂逐渐产生不同程度抗药性。瓜实蝇对杀虫剂抗药性首先在DDT中发现(Keiser, 1989),随后在中国台湾、美国夏威夷的瓜实蝇种群对倍硫磷、马拉硫磷和多杀菌素产生了抗药性(Hsu and Feng, 2002; Hsu, 2012)。之后,王玉群(2012)建立了瓜实蝇相对敏感种群,实蝇对12种药剂的敏感性大小依次为:甲维盐>毒死蜱>氯氟氰菊酯>阿维菌素>高效氯氟氰菊酯>联苯菊酯>丙溴磷>吡虫啉>辛硫磷>啉虫脒>敌百虫>杀螟丹。潘志萍等(2008)以橘小实蝇成虫死亡率50%左右作为选择压力,橘小实蝇对敌百虫的抗性发展最快,汰选至14代抗性增长至84.6倍,在成虫和幼虫80%-90%死亡率左右的选择压力下,对高效氯氟

菊酯的抗性发展最快, 汰选 14 代后抗性增长至 125.4 倍, 对阿维菌素抗性增长相对较缓慢, 11 代后为 17.9 倍。在 6 种有机磷农药、3 种拟除虫菊酯类农药和 1 种氨基甲酸酯对橘小实蝇种群进行抗药性筛选中, 该实蝇种群对二溴磷的抗性上升最慢, 而对福尔莫硫磷的抗性上升最快 (Hsu *et al.*, 2004)。橘小实蝇经 14 代连续筛选对溴氰虫酰胺产生 19.4 倍的抗性, 而在大田使用不到 1 年, 湖北地区橘小实蝇田间种群的抗性已达 4.8 倍, 其敏感性已下降 (Zhang *et al.*, 2014)。许如君 (2015) 以室内东方果实蝇 *B. dorsalis* 品系分别用乃力松、三氯松、扑灭松、芬杀松和福木松等筛选 10 个品系 30 代后, 证实实蝇会对上述筛选的杀虫剂产生抗药性, 其抗性程度从对乃力松的 4.7 倍到福木松的 594 倍。橘小实蝇对多杀菌素的抗性经 16 代选育后增加 7.05 倍, 抗性发展较慢, 且抗多杀菌素的橘小实蝇生物适合度降低, 该实蝇对多杀菌素存在较低的抗性风险 (李培征等, 2014)。橘小实蝇 4 个地理种群对马拉硫磷、阿维菌素和高效氯氟菊酯的敏感性研究中, 发现实蝇对马拉硫磷最不敏感, 对阿维菌素相对最敏感 (王晓娜, 2011)。不同间隔时间长度汰选处理后, 橘小实蝇高抗品系对高效氯氟菊酯的抗药性发展动态存在明显差异, 总体表现为汰选间隔时间越短, 抗性增长越快 (姚其等, 2017)。在橄榄果实蝇 *B. oleae* 的多杀菌素生物测定研究中, 与实验室种群相比, 塞浦路斯种群对多杀菌素无抗性。在希腊种群中, 只有一个种群抗性增加了 4 倍, 而来自加利福尼亚的 5 个种群表现出 9-13 倍的增加。观察到的抗性增加与各个地区的多杀菌素应用有关, 在更广泛地使用杀虫剂的区域中, 多杀菌素耐受性增加 (Kakan *et al.*, 2010)。同样, 在高效氯氟菊酯对番石榴实蝇 *B. correcta* 不同种群的毒力及代谢酶活性中, 种群抗性倍数为 11.50, 达到中等抗性 (沈登荣等, 2015b)。

在实蝇害虫的长期化学防治过程中, 由于实蝇对杀虫剂的抗药性增加而防治效果不断降低, 同时污染空气、水和土壤, 影响人类健康。因此,

为实现现代农业可持续发展, 高效、长期防治实蝇害虫, 应针对不同实蝇的地理种群和不同历期虫态特点, 选取不同杀虫剂, 结合现行先进的喷施器械进行有效防控。

2 实蝇对杀虫剂的抗药性机制

实蝇害虫长期或频繁接触杀虫剂, 为使个体存活和繁衍后代, 大多实蝇应对杀虫剂均会产生抗药性, 受种类差异和生长环境的影响, 实蝇对不同类型杀虫剂存在不同抗性机制。昆虫应对杀虫剂刺激的行为、组织和生理生化特性改变的抗性机制包括行为抗性、表皮穿透性抗性、代谢抗性以及靶标抗性 (Li *et al.*, 2007; 周小洁和曾晓芑, 2014; Liu, 2015)。此外, 随着现代分子技术的迅速发展, 实蝇肠道微生物研究逐渐成为关注焦点, 近期不断有研究报道其体内共生菌参与杀虫剂的解毒, 并揭示其抗药性机制。

2.1 代谢抗性机制

昆虫体内有多种酶参与复杂代谢活动, 将植物毒素或杀虫剂降解为低毒或无毒的化合物加以利用, 或者以特定方式排出体外, 达到降低毒性目的, 昆虫将产生的代谢抗性遗传给子代, 增加害虫防治难度。代谢抗性指昆虫体内解毒酶活性增强, 对杀虫剂代谢加速而产生的抗药性, 其中所涉及的解毒酶系主要包括 3 大类: 细胞色素 P450 酶系 (Cytochrome P450, P450s)、谷胱甘肽-S-转移酶 (Glutathione S-transferases, GSTs)、非特异性酯酶 (Esterases, ESTs) (Wilson, 2001; 宋晓等, 2018)。

昆虫体内细胞色素 P450 酶有解毒和激活代谢功能, 对不同类型杀虫剂发挥不同的作用, 如对有机磷杀虫剂解毒和激活同时进行 (Feyereisen, 2015)。橘小实蝇马拉硫磷抗性和敏感品系在 3 龄幼虫、蛹及成虫期羧酸酯酶 (CarEs)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GSTs) 和细胞色素 P450 酶 (P450s) 活性进行比较, 幼虫阶段 CarEs 起主要作用, 在蛹期 GSTs 对抗性的贡献较大, 而在成虫期 P450s 发挥主导作用。3 种代谢酶活性在橘小实蝇抗性

品系成虫各组织均高于敏感品系,成虫脂肪体内 CarEs 和 GSTs 活性及成虫马氏管内 P450s 活性的升高可能在实蝇对马拉硫磷的抗性中发挥一定的作用(赵佳佳,2014)。橘小实蝇马拉硫磷抗性品系在整虫和中肠中 P450s、GSTs 和 CarEs 的活性均显著高于敏感品系,两个品系中肠中 3 种解毒代谢酶的活性均高于整虫,且无论是在整虫还是中肠 P450s 的活性差异倍数最高。说明 P450s、GSTs 和 CarEs 均在一定程度上参与了橘小实蝇对马拉硫磷的代谢抗性,且 P450s 可能发挥主要的作用(冯紫娇,2015)。

橘小实蝇经不同浓度高效氯氰菊酯处理后,实蝇体内 GSTs、CarEs 和 P450s 活性在 24 h 内均呈现出动态的变化过程,3 种解毒代谢酶均参与高效氯氰菊酯的代谢,其中羧酸酯酶的作用效果尤为突出(王京京,2013)。橘小实蝇抗性种群对氰虫酰胺的抗性可能与多功能氧化酶、酯酶以及谷胱甘肽-S-转移酶有很大关系,在抗性种群体内的多种解毒酶中,相对于敏感种群,仅羧酸酯酶的活性显著上升,其他酶活性均有不同程度的提高,而 3 种保护酶的活性均比对照有所下降,但仅超氧化物歧化酶的活性下降水平达到显著(张瑞敏,2014)。金涛等(2014)测定了 9 个地理品系和相对敏感品系的橘小实蝇成虫的多功能氧化酶(MFO)、羧酸酯酶(CarE)和谷胱甘肽-S-转移酶(GST)的活性,橘小实蝇的解毒酶与抗药性水平关系密切,在抗性发展中起到了促进作用。在橘小实蝇对有机磷类杀虫剂产生抗性的分子和生化机理研究中发现,抗性的增强表现在乙酰胆碱酯酶活性的减弱或者酯酶活性增强(Hsu *et al.*, 2011)。

胡飞(2012)在对橘小实蝇 GSTs 基因的研究发现,橘小实蝇抗性品系的 *BdGSTd6*、*BdGSTe4*、*BdGSTe6* 和 *BdGSTz2* 基因在脂肪体中相对表达量明显升高,此类基因可能参与了代谢解毒外源化合物并保护机体免受氧化应激。*BdGSTe8* 基因通过过表达参与对马拉硫磷的解毒代谢和抗性形成过程,沉默效率检测和酶活测定表明有效的干扰了 *BdGSTe8* 的表达水平,且使用马拉硫磷处理后抗性品系的死亡率更高,说

明 *BdGSTe8* 可能参与介导橘小实蝇对马拉硫磷的抗性形成(鲁学平,2017)。在马拉硫磷橘小实蝇抗性品系成虫或其组织中的 *BdCarE2*、*BdCarE4* 和 *BdCarE6* 羧酸酯酶基因表达量高于敏感品系,沉默这些基因后橘小实蝇对马拉硫磷的敏感性增强,且其在 Sf9 细胞的表达产物能够增强细胞对马拉硫磷的抗性(Wang *et al.*, 2016),而使用马拉硫磷处理橘小实蝇细胞,发现表达细胞色素 P450 还原酶 *BdCPR* 细胞的活性普遍高于表达有 eGFP 的细胞,推测 *BdCPR* 可能有助于增强 Sf9 细胞对马拉硫磷的耐受能力(黄勇,2016)。

在实蝇科害虫中关于解毒代谢酶在不同组织中的含量及表达在橘小实蝇中有所研究,CYP4D46 表达具有明显的组织特异性,其在脂肪体中的表达量远远高于中肠和马氏管(黄勇等,2010)。高效氯氰菊酯在 LC₁₀、LC₂₅ 和 LC₅₀ 处理下,番石榴实蝇敏感种群的羧酸酯酶和谷胱甘肽-S-转移酶显著提升,羧酸酯酶和谷胱甘肽-S-转移酶活性的提升与敏感种群的抗性发展有关(沈登荣等,2015b)。多杀霉素诱导南亚实蝇 36 h 后,实蝇体内谷胱甘肽-S-转移酶的比活力显著增加,LC₅₀ 与 LC₉₀ 2 种浓度处理下分别是对照的 1.25 倍和 1.36 倍;细胞色素 P450 氧脱甲基酶诱导作用强于谷胱甘肽-S-转移酶,比活力在 LC₅₀ 与 LC₉₀ 2 种浓度处理下分别增加 2.39 倍和 3.53 倍,且差异显著(鲁道纪,2013)。由于 CarEs 含量不同而导致的对有机磷类杀虫剂的抗性差别已在地中海实蝇中有所报道(Koren *et al.*, 1984)。在西班牙发现酯酶在地中海实蝇对拟除虫菊酯的抗性中发挥重要作用(Maklakov *et al.*, 2001)。羧酸酯酶(CoEs)与橄榄果实蝇、地中海实蝇和橘小实蝇对有机磷的抗性相关(Hsu *et al.*, 2004)。多功能氧化酶系与橄榄果实蝇、橘小实蝇对菊酯类、拟除虫菊酯类以及福尔莫硫磷、马拉硫磷等有机磷农药的抗性相关(Hsu *et al.*, 2004)。

2.2 基因靶标抗性机制

靶标抗性为昆虫体内靶标部位对各类杀虫

剂的敏感度降低而引起的抗性,抗性的变化涉及基因改变(岳建苏等,2013),昆虫靶标基因表达量的变化也是昆虫抗药性产生的原因之一(李秀霞等,2015),其抗性作用靶标位点包括乙酰胆碱酯酶(AChE)、烟碱型乙酰胆碱受体(nAChR)、 γ -氨基丁酸受体(GABA)、钠离子通道(SC)和电压门控钠离子通道(VGSC)(Casida and Durkin,2013)。有机磷类杀虫剂的作用机理是通过抑制乙酰胆碱酯酶活性,使乙酰胆碱不断累积并与突触后膜受体不断结合,造成钠离子通道持续长时间开放,钠离子不断进入膜内使昆虫过兴奋,最后导致昆虫运动失调并痉挛而死(姜晓静,2009)。橘小实蝇杀螟硫磷高抗品系中乙酰胆碱酯酶的催化活性降低并对杀螟硫磷有很强的不敏感性。对其抗性敏感品系乙酰胆碱酯酶序列进行差异分析,发现 I214V、G488S 和 Q643R 3 个位点突变,这些位点的突变导致其与杀螟硫磷结合能力降低,使橘小实蝇对其产生了高达 406 倍的抗性(Hsu *et al.*, 2008; Vontas *et al.*, 2011)。章玉苹等(2008)利用室内选育的抗性倍数为 65.96 倍的橘小实蝇抗敌百虫品系和敏感品系,杂交 F_1 代的显性度均在 0-1 的范围内,橘小实蝇对敌百虫的抗性属多基因控制。

nAChR 是(新)烟碱类、亚砷亚胺类和多杀菌素等杀虫剂的作用靶标(IRAC),nAChR 点突变在昆虫对新烟碱类和多杀菌素等杀虫剂的抗性中具有重要作用,在实蝇类害虫中虽然已克隆鉴定出 nAChR 的不同亚单位,但是对于其介导的抗性研究相对较少(黄勇,2016)。而在对多杀菌素产生抗性的黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和橘小实蝇中,发现了与多杀菌素抗性有关的由 nAChR $\alpha 6$ 亚基突变所导致的截短转录(Silva *et al.*, 2016)。同样,在橄榄实蝇多杀菌素抗性品系中鉴定出 3 个点突变(Sagri *et al.*, 2014),此实蝇对多杀菌素抗性和敏感系的转录组分析中,其在 nAChR $\alpha 6$ 亚基上的核苷酸变化,而在抗性实蝇中出现的与免疫及能量代谢相关的一些基因表达显著增加,能量代谢参与了其对多杀菌素的抗性(Thompson *et al.*, 2000; Galm *et al.*, 2016)。

γ -氨基丁酸(GABA)受体分布于昆虫整个神经系统,主要存在于中枢神经系统和神经肌肉连接点处,其实质是分布于细胞膜上的糖蛋白,GABA 与昆虫 GABA 受体结合后激活氯离子通道,使氯离子流入引起膜超极化和诱导膜输入抑制(赵佳等,2011),其神经不敏感性抗性机制的分子机理主要有两方面:GABA 受体数目的变化和受体的质变。阿维菌素通过干扰虫体内的 γ -氨基丁酸(GABA)系统,使虫体处于麻痹状态而死亡,具有广谱高效、低毒、低残留和安全性高等特点(Lasota and Dybas, 1991)。室内培育出橘小实蝇抗性品系对阿维菌素的抗性是敏感品系的 113.12 倍,克隆出橘小实蝇抗阿维菌素品系和敏感品系中编码 GABA 受体基因 5'端序列 1 053 bp,发现抗阿维菌素品系与敏感品系的该片段的碱基有一个差异(A496T),但其推导的氨基酸相比没有位点发生突变(章玉苹等,2014)。目前对于昆虫 GABA 受体的认识主要来自模式昆虫果蝇,且大部分信息来自于一个 RDL 亚基,而对于其他亚基及它们之间不同的组合研究较少(赵佳等,2011)。关于实蝇害虫 γ -氨基丁酸受体与电压门控钠离子通道的毒理机制有待进一步探索。

2.3 表皮穿透性抗性机制

杀虫剂以触杀作用、熏蒸作用和胃毒作用 3 种途径进入昆虫体内,而触杀作用最普遍。位于昆虫体表的表皮蛋白通过屏障作用降低表皮通透性,延缓杀虫剂到靶标部位的时间,增强抗性作用。亲脂性与表皮穿透速率之间存在反向关系,极性大的杀虫剂穿透蜡质层后,穿透速率变快(Olson and Schulz, 1963)。昆虫表皮蛋白大量分布于昆虫原表皮,由昆虫表皮蛋白基因调控,该基因通过调节昆虫肢体活动和生长发育影响其抗药性,同时表皮蛋白基因还与内分泌调控、靶标作用和代谢解毒作用等关系密切,而昆虫表皮的厚度、硬度和角质化程度共同影响杀虫剂的参透(孙雅雯和郑彬,2015)。研究发现干燥、高渗透压、季节性光周期变化等环境变化都会对表皮蛋白基因的表达调控有一定的影响。

(Chen *et al.*, 2006)。家蚕 *Bombyx mori* 表皮蛋白基因中的 CP2 缺失导致幼虫几丁质含量减少, 使幼虫躯体紧绷, 无法拉伸爬行 (Qiao *et al.*, 2014), 用化学杀虫剂灭蝇胺对烟草天蛾 *Manduca sexta* 进行干预处理, 由于表皮蛋白基因发生突变, 表皮蛋白合成受阻, 导致其幼虫普遍发育畸形, 影响其活动 (Dittmer *et al.*, 2015)。Guan 等 (2006) 发现 *TweedleD* 基因参与黑腹果蝇的幼虫与蛹的特定阶段发育, 表皮增厚、体型增大的黑腹果蝇体内该基因表达缺失。在对赤拟谷盗的表皮研究中, 物理性质较软的表皮蛋白多见于 RR-1 型, 而 RR-2 型则在硬翅中较常见 (Dittmer *et al.*, 2012)。

Forgash 等 (1962) 首先提出表皮穿透作用降低是害虫产生抗性的机理之一, 但并不是所有昆虫中均存在该机制, 在稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (林秀秀等, 2012)、麦蚜 (武银玉等, 2017)、柑橘木虱 *Diaphorina citri* (田发军等, 2018) 和褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (蔡海林等, 2007) 等害虫抗性的研究中并没有发现这一机制。橘小实蝇高效氯氰菊酯抗性品系成虫表皮厚度较敏感品系的厚, 其中几丁质的层数更多和每层的密度更高, 高效氯氰菊酯渗透进入抗性成虫的速度比敏感成虫的慢 (Lin *et al.*, 2012)。由于昆虫表皮穿透作用单一不能产生较强的抗性, 国内外学者对其抗性机制的研究相对偏少, 在报道的昆虫表皮抗性研究中, 仅见橘小实蝇害虫表皮穿透降低的报道。

2.4 行为抗性机制

在自然生态系统中, 昆虫时刻暴露于各种气味之中, 其通过嗅觉系统对环境中的分散的气味分子进行选择识别, 进而激发机体产生相应的生理或行为反应 (莫建初等, 2019)。而昆虫嗅觉系统的协调互作, 从外周感受器感知环境中的化学信号开始, 通过外周嗅觉系统将信号传递到触角叶进行加工, 最后传递到脑, 脑再对嗅觉系统及其他感觉系统传来的信号综合分析处理, 促使昆虫产生相应的反应 (Leal, 2013)。田间实蝇害虫驱避产卵或取食行为逃离杀虫剂的毒杀, 对

于不同类型杀虫剂, 实蝇则采取嗅觉行为和非嗅觉行为两种方式来应对。罗璇 (2014) 用 10 种拟除虫菊酯对瓜实蝇产卵驱避中浓度在 6.99-45.10 mg/L 之间, 低浓度药剂具有驱避瓜实蝇产卵的作用。在选择性条件下, 72 mg/L 的甲氰菊酯、溴氰菊酯和氯氰菊酯对瓜实蝇的产卵驱避率均达到 90% 以上。而在非选择性条件下, 氟氯氰菊酯在不同浓度下对瓜实蝇产卵量的抑制率分别为 74.77%、93.58% 和 98.39%。同时, 研究表明 5 种拟除虫菊酯驱避瓜实蝇产卵非嗅觉行为引起。凌斯全等 (2017) 选用的 13 种杀虫剂对瓜实蝇均具有产卵驱避作用, 其中印楝素的驱避效果最好。

橘小实蝇成虫对矿物油乳剂处理番石榴叶片的触角电位反应值为清水对照处理 > Citrole 矿物油乳剂处理 > Caltex 矿物油乳剂处理, 表明矿物油的封闭作用导致番石榴叶片挥发性物质释放量减少。矿物油中的 C23 组分是矿物油对害虫产生拒避作用的主要有效成分, 矿物油乳剂对植物体的物理封闭是害虫产生拒避行为反应的主要和普适性原因 (欧阳革成, 2009)。此外, 研究发现一些经过 SIT 防治筛选的雌虫产生了“行为抗性”, 即可识别释放的不育雄虫并避免与其交配 (Dyck *et al.*, 2005), 但其抗性机制仍不清楚。

2.5 肠道共生菌抗性机制

昆虫对杀虫剂产生抗药性、致死浓度不断增加, 与其体表和体内的共生菌关系密切, 通过改变共生菌种群密度及多样性、共生菌基因突变等方式而增强昆虫的抗药性。杀虫剂的重复或大量施用会导致农田土壤中降解杀虫剂的微生物种群和数量发生变化 (张红等, 2005; Arbeli and Fuentes, 2007), 从而影响到实蝇体内和体表共生菌的动态变化。

绿假单胞菌 *Pseudomonas melophthora* 是苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* 幼虫的专性细胞外共生菌, 对测试的敌敌畏、二嗪农、对硫磷、二异丙基氟代磷酸酯、狄氏剂和甲萘威 6 种杀虫剂具有明显的降解活性, 首次证明苹果实蝇共

生菌对杀虫剂的降解作用(Boush and Matsumura , 1967), 但这种独特性质作为宿主昆虫可能的保护机制的重要性尚不清楚。橘小实蝇肠道共生菌的柠檬酸菌属(*Citrobacter*) 弗氏柠檬酸杆菌(*Citrobacter freundii* , CF-BD) 在敌百虫降解过程中起着关键作用, 此菌将敌百虫降解成水合氯醛和亚磷酸二甲酯。通过与其他柠檬酸杆菌的比较基因组分析, 确定了 CF-BD 菌中磷酸酶水解酶基因。当敌百虫存在时, CF-BD 基因有较高的表达。接种分离的 CF-BD 的橘小实蝇具有较高的敌百虫抗性, 而抗生素处理的实蝇抗药性较弱, 说明 CF-BD 在杀虫剂抗药性中的关键作用(Cheng *et al.* , 2017)。Lauzon 等(1994) 从苹果绕实蝇中分离到一种共生菌成团泛菌 *Pantoea agglomerans*。该菌对苹果绕实蝇有毒的植物源性化合物根皮苷进行降解和解毒, 此外, 将含酚类物质的苹果叶浸出物和成团泛菌一起培养后, 发现蛋白质和氨基酸含量升高(Lauzon *et al.* , 2003)。苹果绕实蝇取食不同浓度的无菌根皮苷溶液后, 均可在 24 h 内死亡, 但成团泛菌可在 3 d 内消除低浓度根皮苷溶液对苹果绕实蝇的毒性(Robacker and Lauzon , 2002)。近年来不断在地中海实蝇、南亚实蝇、墨西哥按实蝇 *Anastrepha ludens* 和柑橘大实蝇等体内共生菌中发现柠檬酸杆菌属和泛菌属(*Pantoea*) 细菌, 有些种群具有与橘小实蝇相同的共生菌即弗氏柠檬酸杆菌和成团泛菌, 但这些共生菌是否具有相同的降解杀虫剂功能有待进一步研究。

3 实蝇害虫的抗性治理策略

对害虫的抗性进行治理不同于综合防治, 抗性治理的目标是保持害虫对杀虫剂的敏感性, 达到低剂量药剂控制害虫危害(Georgiou and Mellon , 1983)。抗性治理即是在一定时空格局限制使用杀虫剂, 达到害虫对药剂的敏感来维持杀虫剂的长期有效性。治理杀虫剂抗性的基本策略有三个: 适度治理、饱和治理及多点攻击治理, 应用最普遍的是适度治理和多点攻击治理两个策略, 而采用饱和治理即高剂量(高杀死) 策

略要特别慎重(蔡海林等, 2007)。基于上述实蝇害虫对杀虫剂产生抗药性, 应加强对实蝇害虫的抗性治理, 对生产绿色、丰产的农产品极其重要。因此, 实蝇害虫的抗性治理应综合采取如下策略。

3.1 加强实蝇害虫抗性监测

为防止实蝇种群迅速增长, 特别是灾害性实蝇, 有效控制实蝇害虫种群密度, 将实蝇数量降低到经济阈值水平以下, 必须加强实蝇害虫的抗性监测, 确定抗性水平。抗性监测结果可为制订抗性治理对策和用药方案提供科学依据(沈晋良和吴益东, 1995)。2004-2006 年对广州、福州、海口和南宁等 5 个省 11 个地区橘小实蝇种群对阿维菌素的监测结果表明, 2004 年实蝇种群对阿维菌素均处于敏感阶段, 而 2005 年监测时已有 6 个种群抗性达到了中抗水平, 4 个地区种群抗性为低抗, 2006 年则广州种群抗性水平已从中抗上升至高抗水平, 橘小实蝇对阿维菌素表现为抗药性稳定(章玉苹等, 2007)。林玉英等(2010)对广州杨桃园田间橘小实蝇种群对敌百虫、阿维菌素和高效氯氰菊酯的抗药性进行监测, 7 月橘小实蝇对敌百虫产生了低水平抗性, 7-11 月橘小实蝇对高效氯氰菊酯均产生了低水平抗性, 橘小实蝇对阿维菌素尚处于敏感阶段。在深圳地区的橘小实蝇抗性监测中, 该实蝇对高效氯氰菊酯、氯氟氰菊酯和阿维菌素抗性达到中抗水平, 对敌百虫、毒死蜱、辛硫磷、敌敌畏和灭多威抗性为低抗水平, 对马拉硫磷、甲维盐和多杀菌素处于敏感状态(陈朗杰等, 2015)。王玉群(2012)测定广西南宁、钦州和北海 3 地瓜实蝇田间种群对 4 种杀虫剂的抗性水平, 所测实蝇种群对甲维盐、氯氟氰菊酯、丙溴磷和敌百虫等防治药剂抗性倍数分别在 1.40-5.31 倍、1.33-1.80 倍、1.16-3.32 倍和 1.68-2.38 倍之间, 还未形成明显的抗性。另外, 在南宁市瓜实蝇种群进行抗药性监测中, 田间种群对毒死蜱、敌百虫、啉虫脒、甲维盐和阿维菌素等 8 种常用防治药剂的抗性倍数在 0.98-4.35 倍之间, 抗性倍数均低于 5 倍(罗璇, 2014)。之后, 谷世伟等(2015)

对广州、南宁、长沙和无锡等华南地区瓜实蝇田间种群对敌百虫、氯氟氰菊酯、高效氯氟菊酯和阿维菌素等 6 种杀虫剂进行抗性监测,广州和无锡种群对敌百虫、湛江种群对甲氨基阿维菌素苯甲酸盐处于敏感水平,其余地区种群对 6 种药剂均达到了低水平或中等水平抗性。

3.2 合理选择使用杀虫剂

合理使用杀虫剂延缓害虫的抗药性有多种方法,主要包括不同作用机制的药剂交替使用或混用以及对已经产生明显抗性的杀虫剂限制使用或禁用(田发军等,2018)。要在加强虫情测报、抗药性监测的基础上,严格按防治指标科学合理使用农药,阻止和延缓抗药性的发生与进一步发展,主要包括轮换用药、混合用药和选择合适的施药时间、精准用药(武银玉等,2017)。针对实蝇害虫不同种群或同一种的不同复合种应根据生存环境和抗性特点合理选择使用杀虫剂,对明显产生较强抗性的杀虫剂应停止使用,混用不同作用机制的杀虫剂,以多点攻击进行治理。

3.3 选用合适增效剂

研究增效剂对杀虫剂的增效作用以及对酶的抑制作用,可有效判断参与该杀虫剂解毒代谢和抗性发展的代谢酶类(黄勇,2016),增效剂包括 P450 抑制剂增效醚(PBO)、酯酶抑制剂脱叶磷(DEF)或磷酸三苯酯(TPP)和谷胱甘肽-S-转移酶(GST)抑制剂马来酸二乙酯(DEM)。增效醚(PBO)通过结合 P450 的活性位点形成卡宾自由基与细胞色素 P450 二价铁原子间的不可逆的抑制复合体达到抑制 P450 活性(Correia *et al.*, 2005);而脱叶磷(DEF)阻止水解代谢,TPP 有效抑制羧酸酯酶活性(黄勇,2016);马来酸二乙酯(DEM)则通过与 GSH 以钯合反应方式降低生物体内 GSH 含量,最终降低生物体 GST 的催化活性(Richardson and Murphy, 1975)。在实蝇杀虫剂增效研究中,增效醚(PBO)、脱叶磷(DEF)对拟除虫菊酯类杀虫剂均具有明显的增效作用,脱叶磷(DEF)对有机磷类具有显

著的增效作用;增效醚(PBO)对阿维菌素、有机磷类杀虫剂具有一定的增效效果(Hsu *et al.*, 2004, Wang *et al.*, 2013);TPP 则对有机磷类杀虫剂、拟除虫菊酯类杀虫剂以及阿维菌素也具有较好的增效作用(Wang *et al.*, 2013)。

Arouri 等(2015)研究发现,增效醚(PBO)可抑制地中海实蝇抗性品系对高效氯氟氰菊酯的抗性,使其 LC_{50} 值从 3 678 mg/L 降低到 72 mg/L,表明 P450s 参与了地中海实蝇对高效氯氟氰菊酯的抗性。番石榴实蝇经阿维菌素药剂连续选育 15 代后,顺丁烯二酸二乙酯、增效醚和磷酸三苯酯 3 种增效剂对敏感、抗性种群均有一定的增效作用,其中抗性种群中增效醚、磷酸三苯酯的增效作用显著,得知多功能氧化酶、羧酸酯酶的增强可能是番石榴实蝇对阿维菌素产生抗性的主要原因(沈登荣等,2015a)。脱叶磷(DEF)可抑制地中海实蝇对马拉硫磷的抗性水平(Magana *et al.*, 2007),TPP 能够抑制橘小实蝇羧酸酯酶 CarE 的活性(Wang *et al.*, 2013)。

3.4 加强综合防治的其它各项措施

由于实蝇食性杂、产卵多、繁殖快和分布范围广,幼虫在幼嫩的作物或果实中取食为害。因此,应结合检验检疫、农业防治、生物防治和物理防治等对其进行综合防治,以维持田间实蝇害虫对杀虫剂的敏感性。(1)检验检疫,加强边境口岸和机场检验力度,对进境农产品和废品检查,防止实蝇害虫入境以及在我国各地区间入侵为害。(2)农业防治,包括选育抗性品种、调整栽培制度、改进耕作方法和合理布局作物;清理田园杂草和落果;深翻土壤,破坏土壤中幼虫和蛹。(3)物理防治,包括套袋、饵剂引诱和性信息素等。给瓜果套银白色或黑色袋防治实蝇害虫(刘朝秀等,2006),选用 Pinnacle 饵剂(Chinajariyawong *et al.*, 2003)马来西亚 Pupuk Alam 公司的 Prima 饵剂和美国陶氏益农公司的 GF-120 饵剂(韩英等,2014)等对南亚实蝇、瓜实蝇和橘小实蝇诱杀,达到一定的防治效果。此外,植物果实或叶所产生的挥发性物质对实蝇害虫具有一定的引诱作用(Cornelius *et al.*,

2000)。目前开发的甲基丁香酚、异丁香酚、引诱酮、诱蝇醚和 ZG1 等性信息素可引诱大量实蝇害虫(王艳平等, 2009; 张小亚等, 2011), 甲基丁香酚对多种性成熟实蝇雄虫均有引诱作用(孙阳和张淑颖, 2008); 异丁香酚则具有专一性, 仅引诱橘小实蝇(章玉苹和李敦松, 2007); 引诱酮和 ZG1 对南亚实蝇雄虫具有较强的引诱作用(张小亚等, 2011)。(4) 生物防治, 实蝇害虫生物防治有实蝇寄生蜂、捕食性天敌、病原真菌、病原线虫和共生菌(章玉苹和李敦松, 2007) 我国报道的实蝇寄生蜂已有 9 科 19 种(张新民等, 2015)。此外, 应用辐照不育技术已成功防治野生橘小实蝇、瓜实蝇、地中海实蝇和墨西哥按实蝇等实蝇害虫(Mcinnis *et al.* 1996; 2002)。

4 展望

害虫抗药性给世界各地的农业以及卫生害虫的防治带来了极大的阻碍, 许多杀虫剂也因害虫的抗药性被迫退出农资市场。昆虫在生长发育过程中, 杀虫剂的诱导及外界环境刺激可引起基因突变, 在外界选择压力下将该突变保留, 以稳定遗传方式传递给子代, 导致昆虫产生较强的抗药性。

新兴起的组学分析技术与传统微生物分析相结合, 发现许多昆虫拥有特定的肠道微生物, 其中一些微生物以杀虫剂为源料, 经过复杂的代谢反应将其分解为小分子无毒物质加以利用, 从而对杀虫剂产生明显的抗药性。据文献报道, 目前降解杀虫剂的实蝇共生菌较少, 实蝇昆虫体表是否有多种共生菌参与降解? 对于实蝇降解杀虫剂的共生菌多样性、分布以及作用机制有待进一步研究。此外, 探索实蝇害虫对各类杀虫剂的交互抗性及其抗性机理, 将为此类害虫的化学防治和新型杀虫剂的研制提供理论依据。

参考文献 (References)

- Adili-Shataer, Tian CM, Luo YQ, Chen M, Mahemuti, Abudushalamu, 2010. Preliminary report on control test of *Carpomya vesuviana* Costa. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 33(3): 206–209. [阿地力·沙塔尔, 田程明, 骆有庆, 陈梦, 马合穆提, 阿布都沙拉木, 2010. 枣实蝇药剂防治试验初报. *新疆农业大学学报*, 33(3): 206–209.]
- Arbeli Z, Fuentes CL, 2007. Accelerated biodegradation of pesticides: An overview of the phenomenon, its basis and possible solutions; and a discussion on the tropical dimension. *Crop Prot.*, 26(12): 1733–1746.
- Aroui R, Le Goff G, Hemden H, Navarro-Llopis V, M'saad M, Castaera P, Feyereisen R, Hernández-Crespo P, Ortego F, 2015. Resistance to lambda-cyhalothrin in Spanish field populations of *Ceratitis capitata* and metabolic resistance mediated by P450 in a resistant strain. *Pest Manag. Sci.*, 71(9): 1281–1291.
- Bai Q, Song FM, 1997. Preliminary report on mango damage and control by *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, (4): 45–48. [白巧, 宋福猛, 1997. 桔小实蝇为害芒果情况及防治研究初报. *热带作物研究*, (4): 45–48.]
- Boush MG, Matsumura F, 1967. Insecticidal degradation by *Pseudomonas melophthora*, the bacterial symbiote of the apple maggot. *J. Econ. Entomol.*, 60(4): 918–920.
- Cai HH, Bai LY, Zhou XM, Huang C, 2007. Research on insecticide resistance of *Nilaparvata lugens*. *Acta Agriculture Jiangxi*, 19(4): 58–61. [蔡海林, 柏连阳, 周小毛, 黄灿, 2007. 褐飞虱抗药性研究进展. *江西农业大学学报*, 19(4): 58–61.]
- Casida JE, Durkin KA, 2013. Neuroactive insecticides: targets, selectivity, resistance, and secondary effects. *Annu. Rev. Entomol.*, 58: 99–117.
- Carroll LE, White IM, Freidberg A, Norrbom AL, Dallwitz MJ, Thompson FC, 2002. Pest fruit flies of the world: identification, descriptions, illustrations, and information retrieval[EB/OL]. [2015-04-21]. <http://delta-intkey.com>.
- Chen LJ, Meng QQ, Li ZQ, Zhang SQ, Zeng L, Lu YY, 2015. Surveillance of drug resistance of *Bactrocera dorsalis* population in Shenzhen area. *China Plant Protection*, 35(6): 63–66. [陈朗杰, 孟倩倩, 李志强, 张森泉, 曾玲, 陆永跃, 2015. 深圳地区桔小实蝇田间种群抗药性监测. *中国植保导刊*, 35(6): 63–66.]
- Chen NZ, 2009. Quarantine Pests of Imported Plants in China-insect. Beijing: China Agriculture Press. 474–514. [陈乃中, 2009. 中国进境植物检疫性有害生物-昆虫卷. 北京: 中国农业出版社. 474–514.]
- Chen S, Glaze I, Natan G, Cash P, Argo E, Audrey I, Elizabeth S, Davidson I, Wilson MJ, 2006. Proteomic analysis of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* IS-6 IJs under evaporative and osmotic stresses. *Biochem. Mol. Biol.*, 145(2): 195–204.
- Chen ZL, Fang JZ, Li GZ, Lin GX, Zhu Q, Chen MX, Zhong JZ,

- Feng XM, Zhao YS, Liang ZM, Mai RS, 1998. Experiments on fumigation of pepper with methyl bromide. *Plant Quarantine*, (1): 20–22. [陈志麟, 方晋治, 李国洲, 林国雄, 朱琪, 陈美湘, 仲建忠, 冯小猛, 赵应寿, 梁振明, 麦瑞生, 1998. 溴甲烷熏蒸辣椒的试验. *植物检疫*, (1): 20–22.]
- Cheng DF, Guo ZJ, Riegler M, Xi ZY, Liang GW, Xu YJ, 2017. Gut symbiont enhances insecticide resistance in a significant pest, the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Microbiome*, 5: 13.
- Chinajariyawong A, Kritsaneepaiboon S, Drew RAI, 2003. Efficacy of protein bait sprays in controlling fruit flies (Diptera: Tephritidae) infesting angled luffa and bitter melon in Thailand. *Raffles Bull. Zool.*, 51(1): 7–15.
- Cornelius M, Jian JD, Russell HM, 2000. Volatile host fruit odors as attractants for the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.*, 93(1): 93–100.
- Correia MA, Ortiz de Montellano P, 2005. Inhibition of cytochrome P450 enzymes// Ortiz de Montellano P (ed). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. 247–322.
- Ditmer NT, Guillaume T, Cao X, Jiang HB, Wang P, Kanost MR, 2015. Annotation and expression analysis of cuticular protein from the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, (62): 100–113.
- Dittmer NT, Hiromasa Y, Tomich JM, Lu N, Beeman RW, Kramer KJ, Kanost MR, 2012. Proteomic and transcriptomic analyses of rigid and membranous cuticles and epidermis from the elytra and hindwings of the red flour beetle, *Tribolium castneum*. *J. Proteom. Res.*, 11(1): 269278.
- Dyck VA, Henrichs J, Robinson AS, 2005. Sterile Insect Technique: Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management. The Netherlands: Springer. 563–601.
- Feng ZJ, 2015. Inheritance mode of malathion resistance and biochemical mechanism in *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Chongqing: Southwest University. [冯紫娇, 2015. 桔小实蝇对马拉硫磷的抗性遗传方式及生化机理研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Feyereisen R, 2015. Insect P450 inhibitors and insecticides: challenges and opportunities. *Pest Manag. Sci.*, 71(6): 793–800.
- Forgash AJ, Cook BJ, Riley RC, 1962. Mechanisms of resistance in diazinon-selected multi-resistant *Musca domestica*. *Journal of Economic Entomology*, 55: 545.
- Galm U, Sparks TC, 2016. Natural product derived insecticides: discovery and development of spinetoram. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.*, 43(2/3): 185–193.
- Georghiou GP, Mellon RB, 1983. Pesticide Resistance in Time and Space. Springer: Pest Resistance to Pesticides. 1–46.
- Gu SW, Zeng L, Liang GW, 2015. Monitoring for insecticide resistance of melon fly populations in the field of Southern China. *Journal of South China Agricultural University*, 36(4): 76–80. [谷世伟, 曾玲, 梁广文, 2015. 华南地区瓜实蝇田间种群的抗药性监测. *华南农业大学学报*, 36(4): 76–80.]
- Guan X, Middlebrooks BW, Alexander S, Wasserman SA, 2006. Mutation of TweedleD, a member of an unconventional cuticle protein family, alters body shape in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103(45): 16794–16799.
- Han Y, Wang B, Xu C, Xu JZ, Huang JC, Ji QE, Yang JQ, Chen JH, 2014. HPLC analysis and biological test of amino acids in protein bait for *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Journal of Agricultural Biotechnology*, 22(11): 1447–1453. [韩英, 王波, 许晨, 许建中, 黄居昌, 季清娥, 杨建全, 陈家骅, 2014. 桔小实蝇蛋白诱剂中氨基酸的 HPLC 分析及生物测定. *农业生物技术学报*, 22(11): 1447–1453.]
- Hasyim A, Muryati, Kogel W, 2007. Male fruit fly, *Bactrocera tau* (Diptera: Tephritidae) Attractants from *Elsholtzia pubescens* bth. *Asian Journal of Plant Sciences*, 6(1): 1–3.
- He C, Kong Q, Yuan SY, Shen DR, Xie K, Wang CM, 2019. Sterile effects of adjuvant and its effect on activities of glutathione S-transferase in *Bactrocera tau*. *Northern Horticulture*, (8): 40–46. [何超, 孔琼, 袁盛勇, 沈登荣, 谢昆, 王传铭, 2019. 阿维菌素对南瓜实蝇的不育作用及谷胱甘肽-S-转移酶活力的影响. *北方园艺*, (8): 40–46.]
- He SY, Wen JB, Adil Satar, Tian CM, 2010. Research progress of quarantine pest *Carpomya vesuviana*. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(7): 147–154. [何善勇, 温俊宝, 阿地力·沙塔尔, 田呈明, 2010. 检疫性有害生物枣实蝇研究进展. *林业科学*, 46(7): 147–154.]
- He WZ, Sun BZ, Li CJ, Long ZB, 2002. Bionomics of *Bactrocera dorsalis* and its control in Hekou County of Yunna Province. *Entomological Knowledge*, 39(1): 50–52. [和万忠, 孙兵召, 李翠菊, 龙忠保, 2002. 云南河口县桔小实蝇生物学特性及防治. *昆虫知识*, 39(1): 50–52.]
- Hsu JC, Feng HT, 2002. Susceptibility of melon fly (*Bactrocera cucurbitae*) and oriental fruit fly (*B. dorsalis*) to insecticides in Taiwan. *Plant Protection Bulletin Taipei*, 44(4): 303–315.
- Hsu JC, Feng HT, Haymer DS, Chen YH, 2011. Molecular and biochemical mechanisms of organophosphate resistance in laboratory-selected lines of the oriental fruit fly (*Bactrocera dorsalis*). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 100(1): 57–63.
- Hsu JC, Feng HT, Wu WJ, 2004. Resistance and synergistic effects of insecticides in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in

- Taiwan. *J. Econ. Entomol.*, 97 (5): 1682–1688.
- Hsu JC, Haymer DS, Chou MY, Feng HT, Chen HH, Huang YB, Mau RFL, 2012. Monitoring resistance to spinosad in the melon fly (*Bactrocera cucurbitae*) in Hawaii and Taiwan. *The Scientific World Journal*, 10.1100/2012/750576.
- Hsu JC, Wu WJ, Haymer DS, Liao HY, Feng HT, 2008. Alterations of the acetylcholinesterase enzyme in the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* are correlated with resistance to the organophosphate insecticide fenitrothion. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(2): 146–154.
- Hu F, 2012. Biochemical and molecular toxicological characterization of GSTs from oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). Doctor dissertation. Chongqing: Southwest University. [胡飞, 2012. 桔小实蝇 GSTs 生化及分子毒理学特性研究. 博士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Huang C, Wang FL, Zhang GF, Li CR, Li YJ, 2014. Sensitive of irradiated *Bactrocera minax* (Enderlein) adult to two kinds of lures. *Journal of Environmental Entomology*, 36(1): 103–107. [黄聪, 王福莲, 张桂芬, 李传仁, 李咏军, 2014. 柑桔大实蝇辐照成虫对两种引诱剂的敏感性. 环境昆虫学报, 36(1): 103–107.]
- Huang Y, 2016. Cytochrome P450 enzyme system and its functions in malathion resistance in the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Doctor dissertation. Chongqing: South University. [黄勇, 2016. 桔小实蝇细胞色素 P450 酶系及其在马拉硫磷抗性中的作用. 博士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Huang Y, Shen GM, Liu X, Xiong S, Jiang HB, Wang JJ, 2010. Molecular cloning and tissue specific expression profile of a novel P450 gene encoding CYP4D46 from *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Journal of Environmental Entomology*, 32(2): 180–187. [黄勇, 申光茂, 刘丽, 熊赛, 蒋红波, 王进军, 2010. 桔小实蝇 CYP4D46 的克隆及其组织特异性表达研究. 环境昆虫学报, 32(2): 180–187.]
- Jiang XJ, 2009. Studies on the target resistance of *Chilo suppressalis* Walker to triazophos. Doctor dissertation. Nanjing: Nanjing Agriculture University. [姜晓静, 2009. 二化螟对三唑磷的靶标抗性研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Jin T, Liang GW, Zeng L, Lu YY, 2014. Detoxification enzymes activities in different *Bactrocera dorsalis* (Hendel) populations and their relationship with the resistant levels. *Journal of Environmental Entomology*, 36 (1): 58–67. [金涛, 梁广文, 曾玲, 陆永跃, 2014. 不同地理区域桔小实蝇解毒酶系活性及其与抗药性水平关系. 环境昆虫学报, 36 (1): 58–67.]
- Kakan EG, Zygouridis NE, Tsoumani KT, Seraphides N, Zalom FG, Mathiopoulos KD, 2010. Spinosad resistance development in wild olive fruit fly *Bactrocera oleae* (Diptera: Tephritidae) populations in California. *Pest Manag. Sci.*, 66(4): 447–453.
- Keiser I, 1989. Insecticide resistance status//Robinson AS, Hopper G (eds.). *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies, and Control*. The Netherlands: Elsevier Amsterdam. 337–344.
- Koren B, Yawetz A, Perry AS, 1984. Biochemical properties characterizing the development of tolerance to malathion in *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 77(4): 864–867.
- Lasota JA, Dybas RA, 1991. Avermectins, a novel class of compounds: implications for use in arthropod pest control. *Annual Review of Entomology*, 36: 91–117.
- Lauzon CR, Sjogren RE, Maccollom GB, 1994. Characteristics of bacteria isolated from two tephritid species, *Rhagoletis pomonella* and *Ceratitis capitata*. Proceedings, Fourth International Fruit Fly Symposium. Sand Key, Florida.
- Lauzon CR, Potter SE, Prokopy RJ, 2003. Degradation and detoxification of the dihydrochalcone phloridzin by *Enterobacter agglomerans*, a bacterium associated with the apple pest, *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera: Tephritidae). *Environ. Entomol.*, 32(5): 953–962.
- Leal WS, 2013. Odorant reception in insects: roles of receptors binding proteins, and degrading enzymes. *Annual Review of Entomology*, 58(1): 373–391.
- Li PZ, Lu YY, Liang GW, Zeng L, 2014. Fitness cost of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) strain resistant to Spinosad. *Journal of Environmental Entomology*, 36(1): 68–71. [李培征, 陆永跃, 梁广文, 曾玲, 2014. 桔小实蝇抗多杀霉素生物适合度代价. 环境昆虫学报, 36(1): 68–71.]
- Li SS, Li Z, Cheng TM, Su Z, Wei JR, 2018. Contact lethal activity of four environmental friendly pesticides to *Rhagoletis batava obseuriosa* (Diptera: Tephritidae) adults, a serious fruit fly of seabuckthorn. *Forest Research*, 31(6): 98–104. [李莎莎, 李臻, 程志明, 苏智, 魏建荣, 2018. 4 种药剂对沙棘实蝇成虫的触杀活性. 林业科学研究, 31(6): 98–104.]
- 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, Liang P, Gao XW, 2015. Research advances in resistance mechanisms of pest insects to diamide insecticides. *Journal of Plant Protection*, 42(4): 481–487. [李秀霞, 梁沛, 高希武, 2015. 昆虫对双酰胺类杀虫剂抗性机制研究进展. 植物保护学报, 42(4): 481–487.]
- Li ZL, Guo YC, Zheng WW, Yuan JS, Qi XH, Zhang HY, 2012. Control efficiency based on trapping points distribution of

- Bactrocera (Tetracus) minax* (Enderlein). *Journal of Huazhong Agriculture University*, 31(6): 710–712. [李杖黎, 郭元成, 郑薇薇, 袁建设, 齐小慧, 张宏宇, 2012. 诱杀点分布对柑桔大实蝇诱杀效果的影响. 华中农业大学学报, 31(6): 710–712.]
- Liang GQ, Liang F, Wu JJ, Shao QH, Wu SH, Chen QS, 2003. Control principle and measures of fruit fly. *Guangdong Agricultural Sciences*, (1): 36–38. [梁广勤, 梁帆, 吴佳教, 邵庆华, 吴士豪, 陈其生, 2003. 实蝇的防治原理及防治措施. 广东农业科学, (1): 36–38.]
- Liang GQ, Liang F, Zhao JP, Hu XN, Wu JJ, 2008. Overview of the study on fruit flies quarantine in China. *Journal of Environmental Entomology*, 30(4): 361–369. [梁广勤, 梁帆, 赵菊鹏, 胡学难, 吴佳教, 2008. 中国实蝇检疫研究概况. 环境昆虫学报, 30(4): 361–369.]
- Liang GQ, Zhang ZX, Guo HD, 1997. Occurrence and control of Mediterranean fruit flies in New Zealand. *Entry and Exit Animal and Plant Inspection in China*, (1): 38–39. [梁广勤, 张遵雄, 郭汉弟, 1997. 新西兰地中海实蝇发生和防治. 中国进出境动植物检, (1): 38–39.]
- Lin XX, Jing DC, Chen XS, 2012. Research advances on resistance of *Cnaphalocrocis medialis* to chemical insecticide. *Hubei Agriculture Science*, 51(3): 437–440. [林秀秀, 金道超, 陈祥盛, 2012. 稻纵卷叶螟抗药性研究进展. 湖北农业科学, 51(3): 437–440.]
- Lin YY, Zeng L, Lu YY, Ren S, Jin T, 2010. Monitoring insecticides resistance of oriental fruit fly in starfruit orchard in Guangzhou. *Agrochemicals*, 49(12): 917–923 [林玉英, 曾玲, 陆永跃, 任爽, 金涛, 2010. 广州市杨桃园桔小实蝇田间种群抗药性监测. 农药, 49(12): 917–923.]
- Lin YY, Jin T, Zeng L, Lu YY, 2012. Cuticular penetration of beta-cypermethrin in insecticide-susceptible and resistant strains of *Bactrocera dorsalis*. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 103(3): 189–193.
- Ling SQ, Zhang XQ, Liu XL, Zeng DQ, 2017. Screening of oviposition repellents for melon fruit fly and field efficacy test. *Guangxi Plant Protection*, 30(2): 9–13. [凌斯全, 张献强, 刘晓亮, 曾东强, 2017. 瓜实蝇产卵驱避剂筛选及田间药效试验. 广西植保, 30(2): 9–13.]
- Liu CX, Zhou DN, Zhang XH, 2006. Reasons and control methods of fruit fly recurrence in melon and vegetable. *China Plant Protection*, 26(11): 21–22. [刘朝秀, 周冬年, 张孝辉, 2006. 瓜类蔬菜实蝇重发原因与防治方法. 中国植保导刊, 26(11): 21–22.]
- Liu NN, 2015. Insecticide resistance in mosquitoes: impact, mechanisms and research directions. *Annual Review of Entomology*, 60: 537–559.
- Lu DJ, 2013. Effects of spinosad stress on detoxifying enzymes in pumpkin fruit fly. *Bulletin of Biology*, 48(5): 39–40. [鲁道纪, 2013. 多杀霉素胁迫对南瓜实蝇体内解毒酶的影响. 生物学通报, 48(5): 39–40.]
- Lu XP, 2017. Molecular mechanism of BdGSTe8 mediating resistance to malathion in the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [鲁学平, 2017. BdGSTe8 介导桔小实蝇对马拉硫磷抗性的分子机理研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Luo X, 2014. The monitoring of the resistance of melon fly to pesticides and the effects of several pyrethroids on its oviposition behavior. Master dissertation. Nanning: Guangxi University. [罗璇, 2014. 瓜实蝇田间种群抗药性监测及几种杀虫剂对其产卵行为的影响. 硕士学位论文. 南宁: 广西大学.]
- Magana C, Hernandez-Crespo P, Ortego F, Castanera P, 2007. Resistance to malathion in field populations of *Ceratitis capitata*. *J. Econ. Entomol.*, 100(6): 1836–1843.
- Maklakov A, Ishaaya I, Freidberg A, Yawetz A, Horowitz AR, Yarom I, 2001. Toxicological studies of organophosphate and pyrethroid insecticides for controlling the fruit fly *Dacus ciliatus* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 94(5): 1059–1066.
- Mcinnis DO, Lance DR, Jackson CG, 1996. Behavioral resistance to the sterile insect technique by Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *Annals of the Entomological Society of America*, 89(5): 739–744.
- Mcinnis DO, Shelly TE, Komatsu J, 2002. Improving male mating competitiveness and survival in the field for medfly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) SIT programs. *Genetica*, 116(1): 117–124.
- Mo JC, Wang CP, WEI JQ, 2019. Advance in the research on insect peripheral olfactory system. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 41(1): 50–57. [莫建初, 王成盼, 尉吉乾, 2019. 昆虫外周嗅觉系统研究进展. 江西农业大学学报, 41(1): 50–57.]
- Olson LJ, Schulx CW, 1963. Nematode induced hypersensitivity reaction in guinea pigs: onset of eosinophilia and positive schultz-dale reactions following graded infection with *Toxocara canis*. *Ann. New York Acad. Sci.*, 113(1): 440–455.
- Ouyang GC, 2019. Basic research on application of mineral oil in ecological control of pests. Doctor dissertation. Guangzhou: South China Agricultural University. [欧阳革成, 2009. 矿物油在害虫生态控制中的应用基础研究. 博士学位论文. 广州: 华南农业大学.]

- Pan ZP, LU YY, Zeng Ling, Zeng XN, 2008. Development of resistance to trichlorophon, alphamethrin, and abamectin in laboratory populations of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(6): 609–617. [潘志萍, 陆永跃, 曾玲, 曾鑫年, 2008. 桔小实蝇实验种群对敌百虫、高效氯氟菊酯和阿维菌素的抗性增长规律. *昆虫学报*, 51(6): 609–617.]
- Qiao L, Xiong G, Wang R, He SZ, Chen J, Tong XL, Hu H, Li CL, Cai TT, Xin YQ, Liu XF, Chen B, Xiang ZH, Lu C, Dai FY, 2014. Mutation of a cuticular Protein, bmoRCP2, alters larval body shape and adaptability in silkworm, *Bombyx mori*. *Genetics*, 196(4): 1103–1111.
- Richardson RJ, Murphy SD, 1975. Effect of glutathione depletion on tissue deposition of methylmercury in rats. *Toxicol. Appl. Pharm.*, 31(3): 505–519.
- Robacker DC, Lauzon CR, 2002. Purine metabolizing capability of *Enterobacter agglomerans* affects volatiles production and attractiveness to mexican fruit fly. *Journal of Chemical Ecology*, 28(8): 1549–1563.
- Rudy B, Zhou WP, 1982. Reuse of malathion in mediterranean fruit flies. *Pesticide Translation*, (2): 34–34. [Rudy Baum, 周卫平, 1982. 地中海实蝇猖獗马拉硫磷重获使用. *农药译丛*, (2): 34–34.]
- Sagri E, Reczko M, Gregoriou ME, Tsoumani KT, Zygouridis NE, Salpea KD, Zalom FG, Ragoussis J, Mathiopoulos KD, 2014. Olive fly transcriptomics analysis implicates energy metabolism genes in spinosad resistance. *BMC Genomics*, 15(1): 4442–4449.
- Shen DR, He C, Song WF, Tian XJ, Yuan SY, Zhang HR, 2015a. Resistance selection by abamectin and the change of detoxify enzyme activities in *Bactrocera correcta* (Bezzi). *Acta Agriculture Shanghai*, 31(4): 19–22. [沈登荣, 何超, 宋文菲, 田学军, 袁盛勇, 张宏瑞, 2015a. 番石榴实蝇对阿维菌素的抗性选育及解毒酶活力变化. *上海农业学报*, 31(4): 19–22.]
- Shen DR, He C, Song WF, Tian XJ, Yuan SY, Zhang HR, 2015b. On effects of sublethal doses on metabolic enzymes of lambda-cyhalothrin to *Bactrocera correcta* (Bezzi). *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 40(8): 58–61. [沈登荣, 何超, 宋文菲, 田学军, 袁盛勇, 张宏瑞, 2015b. 高效氯氟菊酯亚致死浓度对番石榴实蝇代谢酶的影响. *西南师范大学学报*, 40(8): 58–61.]
- Shen JL, Wu YD, 1995. Resistance and Control of *Helicoverpa armigera*. Beijing: China Agricultural Press. 177–207. [沈晋良, 吴益东, 1995. 棉铃虫抗药性及其治理. 北京: 中国农业出版社. 177–207.]
- Shi YF, Hua DK, Liang P, He ZZ, Yang X, Wang FL, Gui LY, 2019. The olfactory behavioral responses and knockdown action of adults *Bactrocera minax* (Enderlein) (Diptera: Tephritidae) to 12 kinds of insecticides. *Journal of Environmental Entomology*, 41(1): 193–201. [石永芳, 华登科, 梁鹏, 何章章, 杨璇, 王福莲, 桂连友, 2019. 12 种杀虫剂对柑桔大实蝇选择行为的影响及击倒作用. *环境昆虫学报*, 41(1): 193–201.]
- Silva WM, Beger M, Bass C, Williamson M, Mourad DMN, Ribeiroa LMS, Siqueiraa HAA, 2016. Mutation (G275E) of the nicotinic acetylcholine receptor $\alpha 6$ subunit is associated with high levels of resistance to spinosyns in *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 131: 1–8.
- Singh S, 2003. Effects of aqueous extract of neem seed kernel and axadirachtin on the fecundity, fertility and post-embryonic development of the melonfly, *Bactrocera cucurbitae* and the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, 127(9/10): 540–547.
- Song X, Shi QQ, Cheng P, Gong MQ, 2018. Research progress in molecular mechanisms of vector insect's resistance to insecticides. *Chin. J. Vector. Biol. and Control*, 29(6): 113–117, 121. [宋晓, 史琦琪, 程鹏, 公茂庆, 2018. 病媒昆虫的抗药性分子机制研究进展. *中国媒介生物学及控制杂志*, 29(6): 113–117, 121.]
- Sun GK, Chen JF, Zhang QY, Lin ZJ, 2000. A preliminary report on the integrated control of *Bactrocera dorsalis*. *Entomological Journal of East China*, 9 (1): 116–119. [孙国坤, 陈加福, 张清源, 林振基, 2000. 桔小实蝇综合防治试验初报. *华东昆虫学报*, 9 (1): 116–119.]
- Sun YW, Zheng B, 2015. Advances in the study of the relationship between insect cuticle proteins and insecticide resistance. *Journal of Pathogen Biology*, 10(11): 1055–1059. [孙雅雯, 郑彬, 2015. 昆虫表皮与化学杀虫剂抗性机制关系的研究进展. *中国病原生物学杂志*, 10(11): 1055–1059.]
- Sun Y, Yuan SY, Li HL, Deng Q, Yang JP, Xiao DJ, 2013. Determination of virulence of *Verticillium lecanii* against *Bactrocera tau*. *Journal of Southern Agriculture*, 44(10): 1662–1666. [孙燕, 袁盛勇, 李红丽, 邓茜, 杨继萍, 肖达见, 2013. 蜡蚧轮枝菌对南瓜实蝇室内毒力测定. *南方农业学报*, 44(10): 1662–1666.]
- Sun Y, Zhang SY, 2008. Study on attraction of volatiles from methyl eugenol to *Bactrocera dorsalis* adults. *Journal of Anhui Agri. Sci.*, 36(20): 8685–8687. [孙阳, 张淑颖, 2008. 甲基丁香酚挥发物对桔小实蝇成虫的引诱作用. *安徽农业科学*, 36(20): 8685–8687.]
- Tian FJ, Liu JL, Zeng XN, 2018. Progress in research on insecticide resistance in the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*. *Chinese*

- Journal of Applied Entomology*, 55(4): 565–573. [田发军, 刘家莉, 曾鑫年, 2018. 柑桔木虱抗药性研究进展. *应用昆虫学报*, 55(4): 565–573.]
- Thompson GD, Dutton R, Sparks TC, 2000. Spinosad-a case study: an example from a natural products discovery programme. *Pest Manag. Sci.*, 56(8): 696–702.
- Vontas J, Hernández-Crespo P, Margaritopoulos JT, Ortego F, Feng HT, Mathiopoulos KD, Hsu JC, 2011. Insecticide resistance in Tephritid flies. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 100(3): 199–205.
- Wang JJ, 2013. Toxicities effects of several insecticides and the characterization of detoxification enzymes in the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [王京京, 2013. 桔小实蝇对常用杀虫剂的敏感性及其 3 种解毒酶学特性研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Wang JJ, Wei D, Dou W, Hu F, Liu WF, Wang JJ, 2013. Toxicities and synergistic effects of several insecticides against the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.*, 106(2): 970–978.
- Wang LL, Lu XP, Meng LW, Huang Y, Wei D, Jiang HB, Smagghe G, Wang JJ, 2016. Functional characterization of an alpha-esterase gene involving malathion detoxification in *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 130: 44–51.
- Wang XN, 2011. Purification, biochemical and toxicological characterization of acetylcholinesterase from *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [王晓娜, 2011. 桔小实蝇 AChE 的分离纯化及生化毒理学特性研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Wang YP, Wang XJ, Zhang RZ, Wang YX, Wang XF, 2009. Baits and traps of fruit flies. *Acta Entomologica Sinica*, 52(6): 699–706. [王艳平, 汪兴鉴, 张润志, 王玉玺, 王福祥, 2009. 实蝇类昆虫的引诱剂和诱捕器. *昆虫学报*, 52(6): 699–706.]
- Wang YQ, 2012. Field population dynamics monitoring of *Bactrocera cucurbitae* and its resistance risk assessment to two insecticides. Master dissertation. Nanning: Guangxi University. [王玉群, 2012. 瓜实蝇田间种群数量监测及其对两种药剂的抗性风险评估. 硕士学位论文. 南宁: 广西大学.]
- Wilson TG, 2001. Resistance of *Drosophila* to toxins. *Annu. Rev. Entomol.*, 46: 545–571.
- Wu YY, Cao YP, Yang XL, Wang R, 2017. Study on insecticide resistance status and countermeasures of wheat aphid resistance. *Journal of Wheat Research*, 38(2): 1–8. [武银玉, 曹亚萍, 杨秀丽, 王睿, 2017. 麦蚜抗药性现状及抗性治理研究进展. *小麦研究*, 38(2): 1–8.]
- Wu YH, Pan YZ, Xiang ZQ, Zeng YL, Li YS, Yang XP, 2011. Study on the sensitivity of *Bactrocera minax* to the formulas of five attractants. *Plant Doctor*, 24(5): 41–42. [吴永红, 潘应忠, 向占群, 曾义玲, 李玉顺, 杨秀平, 2011. 柑桔大实蝇对 5 种诱剂配方敏感性的研究. *植物医生*, 24(5): 41–42.]
- Xu HY, He YB, Zhan RL, Zhao YL, Li GP, Chang JM, 2015. Overview of fruit fly (Diptera: Tephritidae) in south China. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 35(3): 62–69. [许桓瑜, 何衍彪, 詹儒林, 赵艳龙, 李国平, 常金梅, 2015. 我国南方实蝇类害虫概述. *热带农业科学*, 35(3): 62–69.]
- Xu RJ, 2015. Study on insecticide resistance in oriental fruit flies, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). Taibei: Taiwan University. [许如君, 2015. 东方果实蝇对杀虫剂的抗药性研究. 博士学位论文. 台北: 台湾大学.]
- Yao Q, Zeng L, Liang GW, Lu YY, 2017. Dynamic of resistance of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) high-resistant strain under selection by beta-cypermethrin with different frequency. *Journal of Environmental Entomology*, 39(4): 791–799. [姚其, 曾玲, 梁广文, 陆永跃, 2017. 高效氯氰菊酯不同汰选频度条件下桔小实蝇高抗品系抗药性发展动态. *环境昆虫学报*, 39(4): 791–799.]
- Yu F, Kong WJ, Ma JH, NiYaZi MHMT, ABuLaKe ABLT, 2011. Occurrence and control strategies of *Carpomya vesuviana* in Turpan. *Plant Protection*, 37(1): 166–167. [喻峰, 孔文军, 马建红, 买合木提·尼亚孜, 阿不来提·阿不拉克, 2011. 吐鲁番地区枣实蝇的发生现状及防控对策. *植物保护*, 37(1): 166–167.]
- Yuan SY, Kong Q, Sun Y, Xue CL, Shen DY, Chen B, He C, 2015. Determination of pathogenicity of *Beauveria bassiana* to *Bactrocera tau*. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 43(9): 158–160. [袁盛勇, 孔琼, 孙燕, 薛春丽, 沈登荣, 陈斌, 何超, 2015. 球孢白僵菌对南瓜实蝇致病力的测定. *江苏农业科学*, 43(9): 158–160.]
- Yue JS, Li XJ, Chen F, Li JL, Ran C, 2013. Production and management to insect resistance. *South China Fruit*, 42(4): 35–40. [岳建苏, 李晓娇, 陈飞, 李俊丽, 冉春, 2013. 昆虫抗药性的产生和治理. *中国南方果树*, 42(4): 35–40.]
- Zhang H, Lü YL, Xin XY, Shi YF, Ming B, 2005. Effects of organochlorine pesticides on soil microbial community functional diversity. *Acta Ecologica Sinica*, 25(4): 937–942. [张红, 吕永龙, 辛晓云, 史艳飞, 明宾, 2005. 杀虫剂类 POPs 对土壤中微生物群落多样性的影响. *生态学报*, 25(4): 937–942.]
- Zhang RM, 2014. Studies on resistance risk and sublethal effects of cyantraniliprole in the oriental fruit fly. Doctor dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [张瑞敏, 2014. 桔小实蝇对氰虫酰胺的抗性风险及氰虫酰胺对其亚致死效应研究. 博士学位论文. 福州: 福建农林大学.]

- Zhang RM, He SY, Chen JH, 2014. Monitoring of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: tephritidae) resistance to cyantraniliprole in the South of China. *Journal of Economic Entomology*, 107(3): 1233–1238.
- Zhang XY, Chen GQ, Meng YQ, Huang ZD, 2011. Monitoring the population dynamics of fruit flies and evaluation of their effectiveness in Taizhou fruit-vegetable mixed planting orange orchard with sex attractants. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, (6): 1368–1370. [张小亚, 陈国庆, 孟幼青, 黄振东, 2011. 台州果蔬混栽桔园用性诱剂监测实蝇种群动态及效果评价. *浙江农业科学*, (6): 1368–1370.]
- Zhang XX, He YB, Zhan RL, Zhao YL, 2015. Research progress on species of fruit fly parasitoid and application to bio-control in China. *China Plant Protection*, 35(8): 17–20. [张新民, 何衍彪, 詹儒林, 赵艳龙, 2015. 我国实蝇寄生蜂种类及其在生物防治中的应用研究进展. *中国植保导刊*, 35(8): 17–20.]
- Zhang YP, Li DS, 2007. Advances in biological control research of *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Natural Enemies of Insects*, 29(4): 173–181. [章玉苹, 李敦松, 2007. 桔小实蝇生物防治研究进展. *昆虫天敌*, 29(4): 173–181.]
- Zhang YP, Lu YY, Liang GW, Zeng L, 2014. Clone and sequence analysis of GABA receptor 5' fragment from *Bactrocera dorsalis* strain resistant to avermectin. *Journal of Environmental Entomology*, 36(1): 51–57. [章玉苹, 陆永跃, 梁广文, 曾玲, 2014. 编码桔小实蝇抗阿维菌素的 GABA 受体基因 5'端序列片段克隆与分析. *环境昆虫学报*, 36 (1): 51–57.]
- Zhang YP, Zeng L, Lu YY, Liang GW, 2007. Resistance monitoring and stability study of abamectin in *Bactrocera dorsalis*. The First National Symposium on Biological Invasion. Fuzhou. [章玉苹, 曾玲, 陆永跃, 梁广文, 2007. 桔小实蝇对阿维菌素的抗性监测及稳定性研究. 第一届全国生物入侵学术研讨会. 福州.]
- Zhang YP, Zeng L, Lu YY, Liang GW, 2008. Genetic analysis of *Bactrocera dorsalis* resistance to trichlorophon. *Journal of South China Agricultural University*, 29(1): 39. [章玉苹, 曾玲, 陆永跃, 梁广文, 2008. 桔小实蝇对敌百虫抗药性遗传分析. *华南农业大学学报*, 29(1): 39.]
- Zhao JJ, 2014. Resistance selection to malathion and the mechanisms of metabolic resistance in *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Chongqing: Southwest University. [赵佳佳, 2014. 桔小实蝇马拉硫磷抗性品系选育及代谢抗性机制研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Zhao J, Han ZJ, Liu YJ, Ji BC, He BJ, 2011. A review on ion channels of insect cellmembrace and its resistance to insecticide. *Sichuan Journal of Zoology*, 30(5): 839–843. [赵佳, 韩志杰, 刘玉杰, 纪炳纯, 贺秉军, 2011. 昆虫离子通道及其抗药性研究进展. *四川动物*, 30(5): 839–843.]
- Zhong T, 2015. Field control of 0.02% doxorubicin bait on *Bactrocera cucurbitae* of bitter melon. *Agriculture and Technology*, 35(16): 3–4. [钟梯, 2015. 0.02%多杀霉素饵剂对苦瓜果实蝇的田间防效. *农业与技术*, 35(16): 3–4.]
- Zhou XJ, Zeng XP, 2014. Cockroach behavior resistance based on gustatory perception. *Chin. J. Hyg. Insect. and Equip. Apr.*, 20(2): 101–105. [周小洁, 曾晓芑, 2014. 蟑螂基于味觉感知的行为抗性. *中华卫生杀虫药械*, 20(2): 101–105.]