

西花蓟马对多杀菌素的抗性生化机制研究*

侯文杰** 李 飞 吴青君*** 徐宝云 张友军

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所 北京 100081)

摘 要 在室内持续用多杀菌素对西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 进行抗性汰选, 获得抗性倍数达到 11 999 倍的极高抗品系。该抗性品系对乙基多杀菌素和噁虫嗪具有显著的交互抗性, 抗性倍数分别为 53 718 和 84 倍, 对阿维菌素和毒死蜱的敏感性也有显著下降, 交互抗性倍数分别为 3.33 和 2.28 倍, 对虫螨腈无明显交互抗性。生化测定结果表明, 抗性品系的羧酸酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶的活力与敏感品系均无显著差异, 推测抗性可能与靶标位点的敏感性降低有关。

关键词 西花蓟马, 多杀菌素, 抗性汰选, 交互抗性, 解毒酶系

Biochemical mechanism of resistance to spinosad in *Frankliniella occidentalis*

HOU Wen-Jie** LI Fei WU Qing-Jun*** XU Bao-Yun ZHANG You-Jun

(1. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Successive generations of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande), were selected for resistance to spinosad. After 5 years we obtained a highly resistant strain, displaying 11 999-fold resistance to spinosad. The resistant strain also showed 53 718- and 84-fold cross-resistance, respectively, to spinetoram and thiamethoxam, low cross-resistance (3.33 and 2.28-fold, respectively) to abamectin and chlorpyrifos, but no observed cross-resistance to chlorfenapyr. Biochemical analysis showed that the activities of carboxylesterase, glutathione S-transferase and multi-functional oxidases in the resistant strain were not significantly different from those of the susceptible strain. These results indicate that metabolic detoxification does not play a role in the resistance of western flower thrips to spinosad, suggesting that spinosad may reduce sensitivities of the target sites.

Key words *Frankliniella occidentalis*, spinosad, resistance selection, cross-resistance, detoxifying enzymes

西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 属缨翅目 (Thysanoptera) 蓟马科 (Thripidae), 是一种世界性的危险害虫。通过直接取食及间接传播番茄斑萎病毒 (TSWV) 而使作物大面积减产 (Tommasini and Maini, 1995)。其危害范围广泛, 寄主多达 500 余种, 包括多种蔬菜、花卉、棉花等重要经济作物, 且寄主范围在不断扩大。在我国, 该虫于 2003 年首次在北京发现 (张友军等, 2003), 后陆续在云南、浙江、山东等地发现 (吴青君等, 2007; 郑长英等, 2007), 并有蔓延之势。

西花蓟马个体小, 常隐蔽危害, 目前主要用化

学药剂对其进行防治。但鉴于西花蓟马世代周期短, 能进行孤雌生殖, 所以很容易对药剂产生抗药性。据报道国外西花蓟马已对多杀菌素、有机磷类、有机氯类、氨基甲酸酯类和拟除虫菊类杀虫剂产生严重的抗药性 (Immaraju *et al.*, 1992; Brødsgaard, 1994; Martin and Workman, 1994; Robb *et al.*, 1995; Zhao *et al.*, 1995; Broadbent and Pree, 1997; Bielza *et al.*, 2007)。在我国, 王泽华等 (2011) 研究表明北京地区的西花蓟马对氯氟氰菊酯已产生中等水平的抗性, 对茚虫威、吡虫啉、灭多威等药剂的敏感性也有所下降。

* 资助项目: 973 项目 (2009CB119004); 北京市自然科学基金 (6092018); 农业行业科技专项 (200803025)。

**E-mail: hwj19860628@yahoo.com.cn

*** 通讯作者, E-mail: wuqingjun@caas.cn

收稿日期: 2012-03-08, 接受日期: 2012-06-14

多杀菌素 (Spinosad) 是刺糖多孢菌 (*Saccharopolyspora spinosa*) 经有氧发酵而得的次级代谢产物 (Mertz and Yao, 1990), 1997 年由美国陶氏益农公司登记并商品化。由于其对靶标害虫高效, 对非靶标生物安全、低残留、易降解等优点, 该药已经被注册登记用于防治经济作物、蔬菜、水果等 180 多种作物, 能有效控制鳞翅目、双翅目和缨翅目等害虫 (陈建明等, 2006)。它的主要作用靶标为烟碱型乙酰胆碱受体, 其次也作用于 γ -氨基丁酸受体 (Orr *et al.*, 2009)。由于其具有独特的作用机制, 因而与其他药剂无交互抗性。但是, 任何药剂在不规范使用下, 都有产生抗药性的风险。Zhao 等 (2002) 报道美国夏威夷小菜蛾田间种群已对多杀菌素产生了 316 倍的抗性。Shono 和 Scott (2003) 研究的家蝇也对多杀菌素产生了 >150 倍的抗性。尽管该药是目前防治西花蓟马最好的药剂 (Jones *et al.*, 2005), 但在国外该药的频繁使用区, 已有许多关于西花蓟马对多杀菌素产生抗药性的报道。Herron 和 James (2005) 首次发现澳大利亚田间的西花蓟马对多杀菌素产生了抗性。Bielza 等 (2007) 报道了西班牙阿尔梅里亚田间采集的西花蓟马对多杀菌素的抗性倍数为 13 500 倍。

虽然我国尚未有西花蓟马对多杀菌素产生抗药性的报道, 但是鉴于国外多种昆虫已经对多杀菌素产生极高抗药性的事实, 在室内进行抗性风险评价, 进而研究抗性品系对其它药剂的交互抗性及其产生抗性的机理, 可对延缓抗药性产生及西花蓟马对多杀菌素的抗性治理起指导作用。本研究主要在室内用多杀菌素持续对西花蓟马进行了抗性汰选, 测定了高抗品系对几种药剂的交互抗性并对其解毒酶系活性进行了测定。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

敏感品系 (Spin-S): 2003 年采自中国农业科学院蔬菜花卉研究所温室内, 在室内用未接触任何药剂的菜豆 (菜豆属, 菜豆 *Phaseolus vulgaris*) 饲养。饲养条件为: 温度 (28 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$, 光周期 L:D = 16:8。

多杀菌素抗性品系 (Spin-R): 虫源来自于敏感种群, 选育方法为将新鲜干净的菜豆用 2.5% 多

杀菌素 (spinosad) 悬浮剂 LC_{50} 浓度药液浸泡 2 h (每次汰选处理浓度为上一次毒力测定的 LC_{50} 值), 自然晾干后饲喂进行继代饲养。饲养条件同敏感种群。

1.2 主要供试药剂及仪器

2.5% 多杀菌素 (spinosad) 悬浮剂, 美国陶氏益农公司; 60 g/L 乙基多杀菌素 (spinetoram) 悬浮剂, 美国陶氏益农公司; 25% 噻虫嗪 (thiamethoxam) 水分散粒剂, 瑞士先正达作物保护有限公司; 1.8% 阿维菌素 (abamectin) 乳油, 北京中农大生物技术有限公司; 480 g/L 毒死蜱 (chlorpyrifos) 乳油, 美国陶氏益农公司; 10% 虫螨腈 (chlorfenapyr) 悬浮剂, 德国巴斯夫公司; α -乙酸萘酯 (α -NA), 上海试剂一厂, 化学纯; L-谷胱甘肽 (还原型, GSH), 纯度 > 99.5%、还原型辅酶 II (NADPH, II), Roche 公司; 1-氯-2, 4-二硝基 (CDNB), Sigma 公司; 其他试剂为分析纯或化学纯。Bradford 法蛋白定量试剂盒, 北京博迈德科技发展有限公司。

冷冻离心机 (Sigma, 3K15); 酶标仪 (Spectra Max, M2 $^{\circ}$)。

1.3 生物测定

参考 Alfredo 和 Anthony (2003) 的 TIBS (thrips insecticides bioassay system) 法, 经适当修改建立了叶管药膜法 (龚佑辉等, 2009)。

1.4 酶活测定

1.4.1 蛋白含量测定 将蛋白标准品 (5 mg/mL BSA) 稀释成一系列浓度, 在 595 nm 下测定 OD 值, 以 OD 值为横坐标, 蛋白标准品含量为纵坐标做标准曲线。

样品蛋白含量测定参考 Bradford 法蛋白定量试剂盒中说明书进行。在酶标板孔中加入 10 μL 酶源, 10 μL 0.9% NaCl, 对照则加入 20 μL 0.9% NaCl。然后加入 200 μL Bradford 染色液, 用加样枪轻轻吹打混匀, 注意不要弄出气泡, 室温放置 3 ~ 5 min 后, 在 595 nm 下测定 OD 值, 每个样品做 4 次生物学重复。然后根据蛋白质标准曲线计算样品中蛋白的含量。

1.4.2 羧酸酯酶 (CarE) 活力测定 参考 Byrne 等 (2000) 的单头测定法并加以改进。将 20 头西花蓟马成虫置于匀浆器中, 加入 500 μL 预冷的 pH 6.0 的 PBS 缓冲液, 冰上充分研磨, 将匀浆液

移至 1.5 mL 离心管中,冰上放置 30 min,使酶源充分溶解出来,每处理 4 次生物学重复。于 4℃、10 000 g 下离心 10 min,取上清即为酶液。在酶标板孔中依次加入 50 μ L 酶源,然后用排枪加上 200 μ L 6 g/L 的固蓝 RR 盐和 1 mmol/L 的 α -乙酸萘酯的混合液,50 μ L pH 6.0 的 PBS 缓冲液替代酶源作为对照。立即在 450 nm 下测定 OD 值 10 min,每隔 10 s 读一次数,求出动力学曲线的斜率。测定工作酶液蛋白含量,计算羧酸酯酶的比活力,单位为 OD₄₅₀/min/ μ g 蛋白。

1.4.3 谷胱甘肽 S-转移酶 (GSTs) 活力测定 参考 Rauch 和 Nauen (2003) 以及 Stumpf 和 Nauen (2002) 的方法并加以改进。取 30 头西花蓟马成虫置于事先预冷的匀浆器底部,加入 300 μ L 0.05 mol/L pH 7.5 的 Tris-HCl 缓冲液,于冰上研磨,然后转入 1.5 mL 离心管中,每处理 4 次生物学重复。4℃ 下 10 000 g 离心 10 min,取上清即为酶液。取 30 μ L 酶源,100 μ L 1.2 mmol/L CDNB,100 μ L 12 mmol/L GSH 混匀放入酶标板孔中。30 μ L 0.05 mol/L pH = 7.5 的 Tris-HCl 缓冲液替代酶源作为对照。立即在 340 nm 处测定 OD 值 10 min,每隔 10 s 读一次,求出动力曲线的斜率。测定酶源中总蛋白含量,计算谷胱甘肽 S-转移酶比活力,比活力单位为 OD₃₄₀/min/ μ g 蛋白。

1.4.4 多功能氧化酶 (MFO) 活力测定 将对硝基苯酚稀释成系列浓度在波长 405 nm 下读 OD 值,以 OD 值为横坐标、对硝基苯酚的物质的量为纵坐标制作标准曲线。以此来计算经多功能氧化酶氧化的对硝基苯甲醚的含量,以计算多功能氧化酶的活力。

参照 Feng 等 (2009) 的方法并加以改进,取 60 头西花蓟马成虫置于预冷的玻璃匀浆器底部,加入 1 mL 0.1 mol/L pH 7.5 的磷酸缓冲液 (含 1 mmol/L EDTA、0.1 mmol/L DTT、1 mmol/L PTU、1 mmol/L PMSF),于冰上充分研磨后转入 1.5 mL 离心管中,每处理 4 次生物学重复。4℃、13 000 g 离心 10 min,将上清转移至新的 1.5 mL 离心管中,并在相同条件下离心 30 min,取上清即为酶液。取 375 μ L 2 μ mol/L 对硝基苯甲醚、37.5 μ L 9.6 mmol/L NADPH 以及 337.5 μ L 酶源一共 750 μ L 反应体系,以 337.5 μ L 缓冲液代替酶源作为

对照。34℃ 水浴 30 min,然后取 200 μ L 加入酶标板孔中,405 nm 下测定 OD 值。结果以生成对硝基苯酚的量计算。酶活力单位为 nmol/mg 蛋白/30 min。

1.4.5 数据处理 各药剂生物测定结果采用 Probit 软件分析 LC₅₀ 值、95% 置信区间和斜率等。以抗性种群的 LC₅₀ 值和敏感种群的 LC₅₀ 值的比值作为衡量抗性西花蓟马对其他杀虫剂交互抗性程度的指标,以敏感种群和抗性种群的 LC₅₀ 值的 95% 置信限不交叉时,视为差异显著。

敏感与抗性品系的各个酶活数据用 SPSS 软件处理,差异显著性采用 One-way ANOVA (LSD) 检验。

2 结果与分析

2.1 西花蓟马对多杀菌素的抗性汰选

2006 年 9 月开始用多杀菌素对西花蓟马进行汰选,开始抗性发展十分缓慢。由于前两年抗性倍数几乎为 1,所以在图中略去了前两年的数据。到 2008 年 9 月,西花蓟马抗性品系对多杀菌素的 LC₅₀ = 0.013 mg/L,此时抗性倍数为 1.08 倍,该代标为第 0 代。用浓度为 0.1 mg/L 的多杀菌素对其进行汰选,以后逐渐提高浓度。汰选到 15 代时,LC₅₀ = 0.39 mg/L,抗性倍数为 30 倍。从 15 ~ 18 代,抗性发展速度加快,LC₅₀ = 1.696 mg/L,抗性倍数上升为 130.46 倍。从 18 代开始,抗性迅速增长,一直到 24 代,抗性倍数直线上升至 1 708 倍,LC₅₀ = 8.0541 mg/L。从 24 代开始,抗性发展的速度进一步加快,28 代的抗性倍数迅猛地为 11 999.34 倍。此时,LC₅₀ = 55.997 mg/L。在整个汰选过程中,抗性呈 J 型增长 (图 1)。

2.2 交互抗性

西花蓟马对多杀菌素产生 1 万多倍的抗性以后,对其同类药剂乙基多杀菌素也产生了极高水平的交互抗性,抗性倍数高达 53 718 倍 (表 1),对噻虫嗪产生 84 倍的交互抗性。对阿维菌素和毒死蜱的交互抗性倍数分别为 3.33 倍和 2.28 倍,敏感和抗性品系 LC₅₀ 值的 95% 置信区间不重合,也达到显著差异。对虫螨腈的交互抗性倍数为 0.56 倍,无交互抗性。

表 1 西花蓟马多杀菌素抗性品系对其他几种杀虫剂的交互抗性

Table 1 Cross-resistance of the resistant strain of western flower thrips to other insecticides

药剂 Insecticide	品系 Strain	斜率(标准误) Slope(SE)	致死中浓度(95%置信限) LC ₅₀ (95% F. L.)(mg/L)	抗性倍数 Resistance ratio
多杀菌素 Spinosad	敏感品系 Susceptible strain	1.43(0.24)	0.005(0.0029–0.0086)	11 999
	抗性品系 Resistant strain	1.13(0.19)	55.9967(32.6741–95.9667)	
乙基多杀菌素 Spinetoram	敏感品系 Susceptible strain	2.04(0.27)	0.0001906(0.000133–0.000273)	53 718
	抗性品系 Resistant strain	1.66(0.20)	10.2387(7.0974–14.7702)	
噻虫嗪 Thiamethoxam	敏感品系 Susceptible strain	1.55(0.26)	16.1583(8.7210–29.9381)	84
	抗性品系 Resistant strain	1.14(0.18)	1362.869(836.287–2 221.021)	
阿维菌素 Abamectin	敏感品系 Susceptible strain	1.39(0.17)	1.7187(1.1340–2.6048)	3.33
	抗性品系 Resistant strain	3.11(0.46)	5.7234(4.4128–7.4232)	
毒死蜱 Chlorpyrifos	敏感品系 Susceptible strain	2.66(0.32)	0.5260(0.3870–0.7149)	2.28
	抗性品系 Resistant strain	3.65(0.44)	1.1969(0.9266–1.5461)	
虫螨腈 Chlorfenapyr	敏感品系 Susceptible strain	1.40(0.23)	2.4377(1.435–4.1513)	0.56
	抗性品系 Resistant strain	0.72(0.14)	1.3592(0.6665–2.772)	

注:抗性倍数 = LC₅₀(抗性品系)/LC₅₀(敏感品系)。
Resistance ratio = LC₅₀ of the resistant strain/LC₅₀ of the susceptible strain.

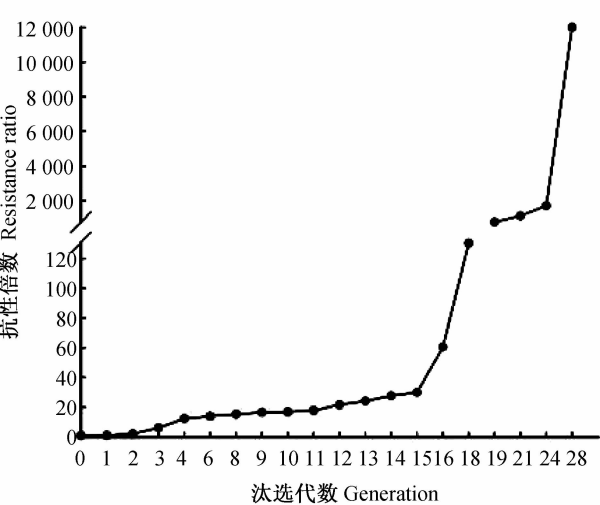


图 1 西花蓟马对多杀菌素的室内抗性汰选
Fig.1 Selection of spinosad resistance in western flower thrips thrips(*Frankliniella occidentalis*) by spinosad
抗性倍数 = LC₅₀(抗性品系) /LC₅₀(敏感品系)。
Resistance ratio = LC₅₀ of the resistant strain /LC₅₀ of the susceptible strain.

2. 3 3 种解毒酶活力比较

抗性品系和敏感品系的 3 种解毒酶活性比较见图 2、图 3。抗性品系的羧酸酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶的活力分别为敏感品系的 0.78 ($P=0.173$)、0.92 ($P=0.22$) 和 0.91 ($P=0.216$) 倍,均无显著差异,说明这 3 种解毒酶在西

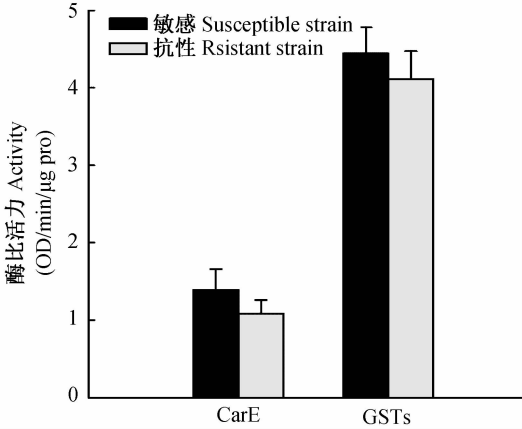


图 2 敏感品系和抗性品系羧酸酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶活力比较
Fig.2 CarE and GSTs activities of the susceptible and resistant

花蓟马对多杀菌素产生抗性中不起作用。

3 讨论

实验中所用的敏感品系于 2003 年从中国农业科学院蔬菜花卉研究所温室采集后,在室内用未接触任何药剂的豆角饲养。2006 年开始从中分出一部分用多杀菌素对其进行持续汰选,经过 5 年的汰选(约 46 代)获得了抗性倍数为 11 999 倍的极高抗品系。总体上,室内汰选品系的抗性发展可以分为两个阶段:1、平缓期(1~18 代);2、上

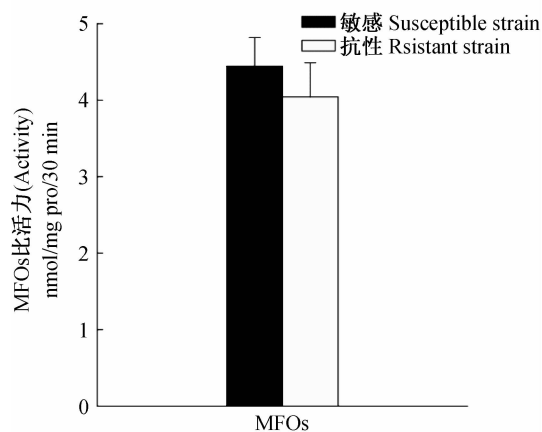


图3 敏感品系和抗性品系多
功能氧化酶活力比较

Fig. 3 MFOs activities of the susceptible
and resistant strains

升期(18~28代)。王泽华等(2011)对该抗性品系(抗性倍数为80.8倍,位于抗性发展平缓期)的抗性遗传方式研究表明该抗性为常染色体、不完全显性遗传,且由多基因控制。Zhang等(2008)对西花蓟马抗性(抗性倍数=14倍)遗传方式的研究也得到同样的结果。这种遗传方式下使得前期抗性发展较缓慢。该品系后期抗性发展速度显著提高的原因可能是该品系的抗性遗传方式发生了转变,从该品系前期抗性发展缓慢,后期产生极高抗药性的表现可以推测后期抗性可能转变为不完全隐性或隐性遗传,由单基因控制。Bielza等(2007)对西班牙东南部采集的西花蓟马多杀菌素抗性种群(抗性倍数=356~547)的抗性遗传方式研究显示其为常染色体、完全隐性遗传,由单基因控制。在以后的研究中将在这方面做验证。

近年来,在许多未进行抗性管理的地区,田间多种昆虫已对多杀菌素产生抗药性。Bielza等(2007)对农药使用频繁的西班牙东南部地区的西花蓟马进行抗药性监测,结果表明在多杀菌素使用次数大于10次的作物上,西花蓟马即产生抗药性。Zhao等(2002)报道美国夏威夷小菜蛾田间种群对多杀菌素的抗性为316倍。Kakani等(2010)的实验表明因多杀菌素使用频率增大后希腊克里特岛和美国加利福尼亚地区的果蝇对多杀菌素的抗性有所上升。可以推测在田间如果频繁地、单一地使用多杀菌素对西花蓟马进行防治,我国的西花蓟马田间种群也有产生很高抗药性的风险。

所以,要注意限制多杀菌素的使用次数以减缓抗药性的产生。

本研究中西花蓟马多杀菌素抗性品系对乙基多杀菌素和噻虫嗪有很高的交互抗性。其中乙基多杀菌素是放线菌刺糖多孢菌发酵产生的,是多杀菌素(spinosad)的换代产品。二者作用机理相同。所以西花蓟马多杀菌素抗性品系对乙基多杀菌素也产生了很高的抗药性。而噻虫嗪是一种全新结构的第二代新烟碱类高效低毒杀虫剂(Maiefisch *et al.*, 2001),亦通过与烟碱型乙酰胆碱受体结合而起作用。对这两种药剂产生交互抗性的结果说明西花蓟马对多杀菌素的抗性很可能与烟碱型乙酰胆碱受体的不敏感性有关。该品系对阿维菌素和毒死蜱也产生了低倍交互抗性。这与龚佑辉等(2010)用低剂量多杀菌素处理西花蓟马,在其产生一定抗性之后,对阿维菌素等药剂的敏感性也有下降趋势一致。该品系与虫螨腈无交互抗性。所以,在西花蓟马对多杀菌素的抗性治理中可以通过与无交互抗性的药剂轮换使用来减缓抗药性的产生。

在该抗性倍数下敏感和抗性品系的CarE、GSTs和MFOs3种解毒酶活力没有显著差异,这说明西花蓟马对多杀菌素的抗性与代谢解毒作用关系不大。同样地,Bielza等(2007)研究表明增效剂PBO、DEF、DEM不能增强多杀菌素对西花蓟马抗性种群的毒力,表明解毒酶在对多杀菌素产生抗性过程中不起主要作用。Zhang等(2008)对西花蓟马抗多杀菌素品系(抗性倍数=14)的研究同样认为增效剂PBO、DEF、DEM不能增强多杀菌素对抗性种群的毒力。除西花蓟马以外,Shono和Scott(2002)对家蝇多杀菌素抗性品系(抗性倍数>150)的研究表明,增效剂不能增强多杀菌素对抗性家蝇的毒力。Zhao等(2002)研究认为增效剂PBO、DEF不能增强多杀菌素对抗性小菜蛾的毒力。这些结果都说明解毒酶系在昆虫对多杀菌素产生抗性中不起作用。

已有研究表明小菜蛾对多杀菌素产生极高抗性与nAChR α 6亚基基因Pxa6转录时的错误剪辑有关(Baxter *et al.*, 2010)。果蝇对多杀菌素产生抗性(抗性倍数=1181)也是由nAChR α 6亚基基因(Da6)的功能性缺失造成的(Perry *et al.*, 2007)。然而家蝇对多杀菌素的抗性却与nAChR Mda6(Gao *et al.*, 2007b),Mda5、Md β 3基因的选择

性剪辑无关 (Gao *et al.*, 2007a)。他们提出了抗性是否由 γ -氨基丁酸受体突变引起的疑问 (Scott, 2008)。总体来说昆虫对多杀菌素产生抗性与靶标位点的敏感性降低有关。西花蓟马对多杀菌素的抗性可能也与靶标基因的突变有关,今后将在这方面做进一步的研究。

参考文献 (References)

- Alfredo L R, Anthony MS, 2003. Development of a bioassay system for monitoring susceptibility in *Thrips tabaci*. *Pest Manag. Sci.*, 59(5):553–558.
- Baxter SW, Chen M, Dawson A, Zhao JZ, Vogel H, Shelton AM, Heckel DG, Jiggins CD, 2010. Mis-spliced transcripts of nicotinic acetylcholine receptor $\alpha 6$ are associated with field evolved spinosad resistance in *Plutella xylostella* (L.). *PLoS Genet.*, 6(1):e1000802.
- Bielza P, Quinto V, Contreras J, Torné M, Martín A, Espinosa PJ, 2007. Resistance to spinosad in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in greenhouses of south-eastern Spain. *Pest Manag. Sci.*, 63(7):682–687.
- Broadbent AB, Pree DJ, 1997. Resistance to insecticides in populations of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera:Thripidae) from greenhouses in the Niagara region of Ontario. *Can. Entomol.*, 129(5):907–913.
- Brødsgaard HF, 1994. Insecticide resistance in European and African strains of western flower thrips (Thysanoptera:Thripidae) tested in a new residue-on-glass test. *J. Econ. Entomol.*, 87(6):1141–1146.
- Byrne FJ, Gorman KJ, Cahill M, Denholm I, Devonshire AL, 2000. The role of B-type esterase in conferring insecticide resistance in the tobacco whitefly, *Bemisia tabaci* (Genn). *Pest Manag. Sci.*, 56(10):867–874.
- Feng YT, Wu QJ, Wang SL, Chang XL, Xie W, Xu BY, 2009. Cross resistance study and biochemical mechanisms of thiamethoxam resistance in B-biotype *Bemisia tabaci* (Hemiptera:Aleyrodidae). *Pest Manag. Sci.*, 66(3):313–318.
- Gao JR, Deacutis JM, Scott JG, 2007a. Characterization of the nicotinic acetylcholine receptor subunits *Mdalpha5* and *Mdbeta3* on autosome 1 of *Musca domestica* indicate they are not involved in spinosad resistance. *Insect Mol. Biol.*, 16(6):691–701.
- Gao JR, Deacutis JM, Scott JG, 2007b. The nicotinic acetylcholine receptor subunit *Mdalpha6* from *Musca domestica* is diversified via post transcriptional modification. *Insect Mol. Biol.*, 16(3):325–334.
- Herron GA, James TM, 2005. Monitoring insecticide resistance in Australian *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera:Thripidae) detects fipronil and spinosad resistance. *Aust. J. Entomol.*, 44(3):299–303.
- Immaraju JA, Paine TD, Bethke JA, Robb KL, Newman JP, 1992. Western flower thrips (Thysanoptera:Thripidae) resistance to insecticides in Coastal California greenhouses. *J. Econ. Entomol.*, 85(6):9–14.
- Jones T, Scott-Dupree C, Harris R, Shipp L, Harris B, 2005. The efficacy of spinosad against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, and its impact on associated biological control agents on greenhouse cucumbers in southern Ontario. *Pest Manag. Sci.*, 61(2):179–185.
- Kakani EG, Zygouridis NE, Tsoumani KT, 2010. Spinosad resistance development in wild olive fruit fly *Bactrocera oleae* (Diptera:Tephritidae) populations in California. *Pest Manag. Sci.*, 66(4):447–453.
- Maienfish P, Angst M, Brandl F, Fischer W, Hofer D, Kayser H, Kobel W, Rindlisbacher A, Senn R, Steinemann A, Widmer H, 2001. Chemistry and biology of thiamethoxam: a second generation neonicotinoid. *Pest Manag. Sci.*, 57(10):906–913.
- Martin NA and Workman PJ, 1994. Confirmation of a pesticide resistant strain of western flower thrips in New Zealand. Proc 47th New Zealand Plant Prot Conf, Waitangi Hotel, New Zealand. 144–148.
- Mertz FP, Yao RC, 1990. *Saccharopolyspora spinosa* sp. nov. isolated from soil collected in sugar mill rum still. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 37:19–22.
- Orr N, Shaffner AJ, Richey K, Gary D, 2009. Novel mode of action of spinosad: receptor binding studies demonstrating lack of interaction with known insecticidal target sites. *Pestic. Biochem. Phys.*, 95(1):1–5.
- Perry T, McKenzie JA, Batterham P, 2007. A *Dalpha6* knockout strain of *Drosophila melanogaster* confers a high level of resistance to spinosad. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 37(2):184–188.
- Rauch N, Nauen R, 2003. Identification of biochemical markers linked to neonicotinoid cross resistance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera:Aleyrodidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 54(4):165–176.
- Robb KL, Newman J, Virzi JK, Parrella P, 1995. Insecticide resistance in Western Flower Thrips//Parker BL, Skinner M, Lewis T (eds.). Thrips Biology and Management. Plenum Press, New York. 341–346.

- Scott JG, 2008. Unraveling the mystery of spinosad resistance in insects. *J. Pestic. Sci.*, 33(3):221–227.
- Shono T, Scott JG, 2003. Spinosad resistance in the housefly, *Musca domestica*, is due to a recessive factor on autosome 1. *Pestic. Biochem. Phys.*, 75(112):1–7.
- Stumpf N, Nauen R, 2002. Biochemical markers linked to abamectin resistance in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Pestic. Biochem. Phys.*, 72(2):111–121.
- Tommasini MG, Maini S, 1995. *Frankliniella occidentalis* and other thrips harmful to vegetable and ornamental crops in Europe//Loomans AJM, Lenteren JC, Tommasini MG, Maini S, Riudavets J (eds.). Biological Control of Thrips Pests. Wageningen Agricultural University Papers, Wageningen. 1–42.
- Young HP, Bailey WD, Roe RM, 2003. Spinosad selection of a laboratory strain of the tobacco budworm, *Heliothis virescens* (Lepidoptera:Noctuidae), and characterization of resistance. *Crop Prot.*, 22(2):265–273.
- Zhang SY, Kono S, Murai T, Miyata T, 2008. Mechanisms of resistance to spinosad in the western flower thrip, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Insect Sci.*, 15(2):125–132.
- Zhao GY, Liu W, Brown JM, Knowles CO, 1995. Insecticide resistance in field and laboratory strains of western flower thrips (Thysanoptera:Thripidae). *J. Econ. Entomol.*, 88(5):1164–1170.
- Zhao JZ, Li YX, Ollins HL, Gusukuma-Minuto L, Mau RFL, Hompson GD, Shelton A, 2002. Monitoring and characterization of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) resistance to spinosad. *Insect. Res. Resist. Manag.*, 95(2):430–436.
- 陈建明, 左景行, 俞晓平, 郑许松, 陈列忠, 张珏锋, 2006. 新型微生物杀虫剂-Spinosad(多杀菌素)的毒理学研究进展. 浙江农业学报, 18(5):401–406.
- 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. 农药学学报, 11(4):427–433.
- 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.
- 王泽华, 侯文杰, 郝晨彦, 吴青君, 徐宝云, 张友军, 2011. 北京地区西花蓟马田间种群的抗药性监测. 应用昆虫学报, 48(3):542–547.
- 王泽华, 吴青君, 徐宝云, 张友军, 2011. 西花蓟马对多杀菌素的抗性汰选和遗传方式. 应用昆虫学报, 48(3):553–558.
- 吴青君, 徐宝云, 张治军, 张友军, 朱国仁, 2007. 京、浙、滇地区植物蓟马种类及其分布调查. 中国植保导刊, 27(1):32–34.
- 张友军, 吴青君, 徐宝云, 朱国仁, 2003. 危险性外来入侵生物—西花蓟马在北京发生危害. 植物保护, 29(4):58–59.
- 郑长英, 刘云虹, 张乃芹, 赵希丽, 2007. 山东省发现外来入侵有害生物-西花蓟马. 青岛农业大学学报(自然科学版), 24(3):172–174.