

氯虫苯甲酰胺抗性小菜蛾的产卵行为和交配节律观察*

王海慧^{1,2**} 章金明^{2***} 涂芹² 刘桂英² 吕要斌^{1,2***}

(1. 杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036; 2. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所; 浙江省植物有害生物防控重点实验室-省部共建国家重点实验室培育基地, 杭州 310021)

摘要 【目的】为了明确氯虫苯甲酰胺抗性小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 的交配节律、产卵节律和产卵部位偏好是否发生变化, 以及这些行为变化是否有利于小菜蛾抗药性的形成。【方法】采用室内观察的方法, 比较了小菜蛾氯虫苯甲酰胺抗性品系与室内品系在产卵行为和交配节律上的差异。【结果】(1) 抗性品系在甘蓝植株上产卵时偏好选择中下部叶片, L1-L5 叶上卵量占总卵量的比例, 抗性品系显著高于室内品系; 抗性品系在叶背面产卵的比例也高于室内品系, 但差异不显著; 而在心叶、叶柄和茎干部位 3 个品系间的产卵比例基本相当; (2) 3 个品系交配比例最高的时间段均在 0:00—6:00, 但交配比率第二高的时间段 3 个品系间存在差异, 室内品系 (29.40%) 和中抗品系 (25.91%) 出现在 18:00—24:00, 而高抗品系 (28.67%) 出现在 12:00—18:00; (3) 室内品系、中抗品系和高抗品系白天产卵量占总产卵量的比例分别为 39.49%、37.57% 和 42.67%, 高抗品系白天产卵比例明显增加。但 3 个品系在 4 个时间段产卵从多到少规律一致, 依次是 0:00—6:00, 12:00—18:00, 18:00—24:00, 6:00—12:00。【结论】抗性品系在甘蓝植株上产卵时, 选择的部位更靠近植株的中下部, 趋向于叶片背部。抗性品系和室内品系的交配节律也存在一定的差异, 交配高峰期有一定程度的错开。氯虫苯甲酰胺抗性品系的这些行为变化有利于抗性基因的纵向传递, 但是否影响抗性形成的速度需要进一步研究。

关键词 小菜蛾, 氯虫苯甲酰胺, 抗性品系, 产卵部位, 交配和产卵节律

Timing of oviposition and mating in chlorantraniliprole-resistant *Plutella xylostella* (L.)

WANG Hai-Hui^{1,2**} ZHANG Jin-Ming^{2***} TU Qin² LIU Gui-Ying² LÜ Yao-Bin^{1,2***}

(1. College of Environment and Life Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China; 2. State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control, Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China)

Abstract [Objectives] To clarify whether differences in the timing of mating and oviposition, or oviposition preferences, exist between a chlorantraniliprole-resistant, and a laboratory, strain of *Plutella xylostella*, and whether differences in these behaviors are conducive to the evolution of insecticide resistance. [Methods] The timing of mating and oviposition in a laboratory (LAB) and two chlorantraniliprole-resistant strains (a medium resistant (MR) strain and a high resistant (HR) strain), were compared under laboratory conditions. [Results] (1) The resistant strains preferred to lay eggs on the middle underside of the leaves of cabbages and laid more eggs than the LAB strain on leaves L1-L5. Resistant strains laid a greater proportion of eggs on lower, than on higher, leaves than the LAB strain, but there was no significant difference in the proportions of eggs laid by the different strains on growing points (GP), stem (S) and petioles (P). (2) Most mating activity in all three strains took place between 00:00-06:00, but the timing of the second mating peak differed between strains; that of the LAB (29.40%) and

*资助项目 Supported projects: 公益性行业专项(201103021); “十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAD19B06); 浙江省农科院创新提升工程课题(2014CX026)

**第一作者 First author, E-mail: manbuyunduan926@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: luybcn@163.com; zhanginsect@163.com

收稿日期 Received: 2016-01-19, 接受日期 Accepted: 2016-02-27

MR strains (25.91%) occurring between 18:00-24:00, whereas that of the HR strain (28.67%) occurred from 12:00-18:00. (3) The percentages of eggs laid in the daytime by the LAB, MR and HR strains were 39.49%, 37.57% and 42.67%, respectively, but the proportion of eggs laid in the daytime by the HR-strain was significantly higher. All three strains were similar in the timing of oviposition; oviposition periods could be ranked in descending order of egg abundance from, 00:00-06:00, 12:00-18:00, 18:00-24:00 to 06:00-12:00. **[Conclusion]** Resistant strains prefer to lay their eggs on the mid-underside of lower cabbage leaves. There were some differences in the timing of mating and oviposition between the resistant and LAB strains. Furthermore, the peak mating periods of the HR and LAB strain were partly staggered. These behavioral differences facilitate the vertical transmission of resistance genes, but further research is required to determine whether they affect the speed at which resistance to chlorantraniliprole develops in *P. xylostella*.

Key words *Plutella xylostella*, chlorantraniliprole, resistant strain, oviposition location, mating and oviposition rhythms

化学杀虫剂在农业生产中的广泛应用保护了农作物免受害虫的侵害, 实现了农作物的保产、增产, 但是杀虫剂的频繁使用也对害虫产生了高选择压, 常常导致害虫抗药性的形成, 造成防治困难。小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 作为重要的农业害虫, 据报道其在所有种植十字花科作物的国家和地区均有分布并造成危害 (Talekar and Shelton, 1993; 潘飞等, 2012), 在南亚、东南亚和中国南方地区发生尤为严重, 有时可造成 90% 以上的产量损失 (Talekar and Shelton, 1993; 冯夏等, 2011)。由于小菜蛾具有很强的环境适应能力 (柯礼道和方菊莲, 1979; Liu *et al.* 2002), 且具繁殖力强、年发生代数多和可迁飞等特性, 在杀虫剂频繁使用的地区极易产生抗药性, 已经成为当今世界最难控制的害虫之一 (Furlong *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2014)。

不同杀虫剂的作用方式和作用机理并不相同, 杀虫剂作用方式的差异导致小菜蛾对不同杀虫剂的抗药性呈现出多种不同的表现形式 (尤明生和魏辉, 2007)。害虫的抗性机制主要涉及两个方面: 害虫对杀虫剂的解毒代谢能力增强和靶标位点的突变 (Brattsten *et al.*, 1986)。但是昆虫表皮的穿透抗性和行为抗性也在害虫的抗性形成过程中扮演着重要角色, Lockwood 等 (1983) 分析许多已发表的抗性论文认为行为抗性和生理抗性 (分子、代谢等) 往往并存, 两者间存在某种联系, 行为抗性研究的缺乏不利于全面理解害虫抗药性的形成机制。

氯虫苯甲酰胺 (Chlorantraniliprole) 自 2008 年在中国正式上市以来, 被广泛用于水稻、蔬菜

等多种作物上的害虫防治。抗性监测显示, 经过 2009—2011 年 3 年的使用, 广东增城两个田间种群分别产生了 606 倍和 2140 倍的抗性, 在当地该药剂已无法控制小菜蛾的为害 (胡珍娣等, 2012; Wang and Wu, 2012)。华南地区小菜蛾繁殖快、代数多和田间选择压大, 以及谷胱甘肽巯基转移酶 (GST) 的解毒作用增强 (Hu *et al.*, 2014)、兰尼碱受体 (RyR) 基因序列上 4 处基因突变等 (Guo *et al.*, 2014) 被认为是导致小菜蛾抗性形成的主要原因。但是室内氯虫苯甲酰胺对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 连续 22 代、对蔷薇斜纹卷叶蛾 *Choristoneura rosaceana* 连续 12 代和对小菜蛾连续 23 代汰选显示, 3 种害虫分别形成 12 倍、8.5 倍和 17.11 倍的抗性, 抗性形成速度并不快 (Lai and Su, 2011; Sial and Brunner, 2012; 谭晓伟等, 2012), 是不是除了解毒酶活性和靶标位点突变等外, 还有其它因子 (如产卵行为、交配行为等) 也会影响氯虫苯甲酰胺抗性形成的速度呢?

本文以 2 个氯虫苯甲酰胺抗性品系为研究对象, 通过比较抗性品系与室内品系小菜蛾雌成虫在寄主甘蓝上不同部位的产卵量, 以及交配和产卵节律比较来分析抗性变化是否引起某些行为变化, 以及这种行为变化是否有利于小菜蛾抗药性的形成。

1 材料与方法

1.1 试验用寄主植物和小菜蛾

产卵部位选择试验使用的寄主植物为甘蓝 (京丰 1 号 *Brassica oleracea* L. var. *capitata* cv.

Jingfeng No. 1); 产卵和交配节律试验使用的寄主植物为白菜 (*Brassica rapa* var. *glabra* cv. Zaoshu No. 8)。两者均种植在直径为 12 cm 的塑料盆中, 采用基质栽培。

室内品系 (Laboratory strain, LAB) 小菜蛾由中国农业科学院蔬菜花卉研究所惠赠, 在室内不接触任何药剂情况下已饲养 3 年。中抗品系 (Medium resistant strain, MR) 和高抗性品系 (High resistant strain, HR) 分别采集自浙江上虞甘蓝地和广州白云区大朗村白菜地, 采回的小菜蛾带回室内用甘蓝叶片饲养, 繁殖到下一代后测定氯虫苯甲酰胺对 3 龄幼虫的致死中浓度 (Median lethal concentration, LC_{50}), 与室内品系的 LC_{50} 做对比, 计算抗性倍数。抗性品系和室内品系每 1~2 代测定 1 次 LC_{50} 以评估抗性水平, 然后分别用两个抗性品系的 LC_{30} 亚致死浓度处理, 维持上虞种群和广州种群在中等和高抗性水平。到本次试验时候, 中抗和高抗品系分别室内繁殖 9 代和 25 代。两个抗性品系试验时的抗性水平见表 1。

1.2 产卵部位选择试验

试验时将 1 株有 9 张叶片和 2 张心叶的甘蓝苗放入正方形不锈钢养虫笼 (长宽高均为 50 cm, 网纱材质半透光) 底部中央位置, 然后放入 15

对 24 h 内刚羽化的小菜蛾成虫, 供给 10% 蜂蜜水, 放置在养虫笼的四个角上。72 h 后统计产卵数量, 记录植株主茎、从下往上每张叶片正反面和心叶落卵数量。试验在安装有空调地面为土质的玻璃温室中进行, 环境温度控制在 $(23 \pm 5) ^\circ\text{C}$ 内。每个品系的产卵部位选择试验均重复 10 次。

1.3 交配和产卵节律试验

交配和产卵节律试验方法参考 Talekar 等 (1994) 方法。将 2 株有 5~7 张叶片的白菜放入养虫笼, 养虫笼材质与大小与 1.2 使用的养虫笼相同, 释放 100 对 24 h 内羽化的小菜蛾成虫, 使其在笼子内自由交配和产卵, 同样在笼子底部四个角各放一个内含有 10% 蜂蜜水棉球的 6 cm 培养皿为成虫提供补充营养。交配和产卵节律试验早上 8:00 开始持续观察 24 h, 试验期间每 1 h 记录 1 次交配对数和白菜上落卵量, 并更换 2 株新鲜大白菜, 如此循环一直到实验结束。试验在铺设水泥地面的温室中进行, 环境温度控制在 $(23 \pm 5) ^\circ\text{C}$ 内, 光照条件为自然光照, 夜间不补充任何人工光源。

1.4 数据处理

采用 DPS2000 统计软件对数据进行分析, 各处理间差异显著性分析采用 Duncan's 新复极差法。

表 1 2 个抗性品系和 1 个室内品系对氯虫苯甲酰胺的敏感性
Table 1 The sensitivity of 2 resistant strains and a laboratory strain to the chlorantraniliprole

试验品系 Strain	试虫数 Number	斜率 Slope(SE)	致死中浓度 LC_{50} (mg/L, 95% CI)	卡方值 χ^2 (df)	抗性指数* RR
HR	250	1.196(0.194)	32.938(23728-48.529)	0.977(3)	138.39
MR	261	3.044(0.408)	6.899(4.324-10.235)	5.369(3)	28.99
LAB1	199	1.734(0.233)	0.226(0.119-0.430)	4.90(3)	-
LAB2	320	1.082(0.115)	0.429(0.308-0.604)	2.618(6)	-
LAB3	280	1.420(0.154)	0.135(0.100-0.179)	3.015(5)	-
Pooled*	799	1.204(0.083)	0.238(0.174-0.323)	10.128(6)	-

*抗性指数是抗性品系的 LC_{50} 值与室内品系的 LC_{50} 的比值, 简称为 RR。

Resistance index values are obtained by the ratio of LC_{50} value of resistant strains and LC_{50} value of laboratory strains, abbreviated to RR.

▲ Pooled 值是室内品系连续 3 代测定生物活性后合并计算获得的平均致死中浓度值

Pooled values is the average median lethal concentration (LC_{50}) obtained by testing bioactivities of 3 successive generations of the laboratory strain.

2 结果与分析

2.1 2 个抗性品系和室内品系产卵部位比较

试验比较了 2 个抗性品系和室内品系在甘蓝植株上的产卵部位及产卵量。结果显示(图 1), 3 个品系雌成虫产卵选择部位之间可能存在一定差异, 室内品系雌成虫所产的卵量在甘蓝植株上呈现从主茎 S(43.8 粒)开始, 然后在叶片 L1(49.9 粒)到叶片 L8(90.0 粒)顺序逐步增加的趋势, 到 L9 叶(31.6 粒)时卵量又迅速下降, 整株产卵量最少的部位为 GP 心部(10 粒)。中抗品系和高抗品系产卵分布趋势总体与室内品系类似, 但是中抗和高抗品系产卵最多的叶片均出现在 L5 叶, 产卵量分别为 80.82 粒和 106.9 粒; 产卵量最少的部位均为 GP 心部, 卵量分别仅为 2.22

粒和 3.7 粒。

以 2 个抗性品系产卵最多的 L5 叶为界, 室内品系 L1 到 L5 叶产卵量占总卵量的 50.07%, 中抗品系为 64.07%, 高抗品系为 66.36%, 抗性品系在下部叶片产卵量显著明显高于室内品系(表 2)。

对 3 个品系在甘蓝不同叶片正面产卵情况分析表明(图 2), 不同叶片正面产量分布情况与整叶卵量分布类似, 即室内品系卵量最多的叶片为 L8(72.89 粒), 高抗为 L5(69.3 粒); 中抗品系卵量最多的叶片虽然出现在 L4(53.36 粒), 但仅比 L5(51.91 粒)多 1.44 粒。与室内品系比, 抗性品系在叶片正面产卵时也表现为更多的选择中下部叶片。2 个抗性品系在甘蓝叶片背面产卵时(图 3)依然呈现为较多的选择中下部叶片(图 3)。

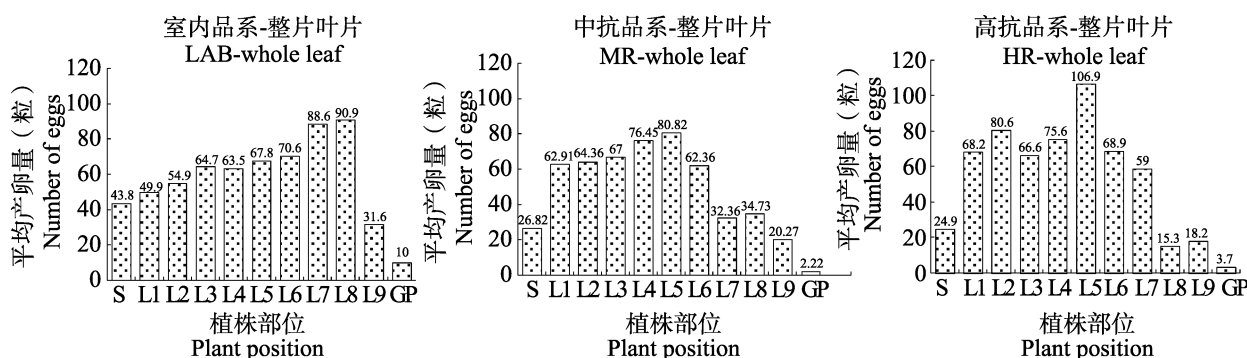


图 1 室内品系和抗性品系在甘蓝叶片上的产卵量

Fig. 1 The numbers of eggs laid on whole leaf by the resistant strain and the laboratory strain of *Plutella xylostella*

叶片(L)编号按照从根部到顶部的顺序, S 代表主茎, GP 代表心部。下同。

Leaves are numbered according to the order from the root to the top, S and GP stand for the stem and growing point of plant respectively. The same below.

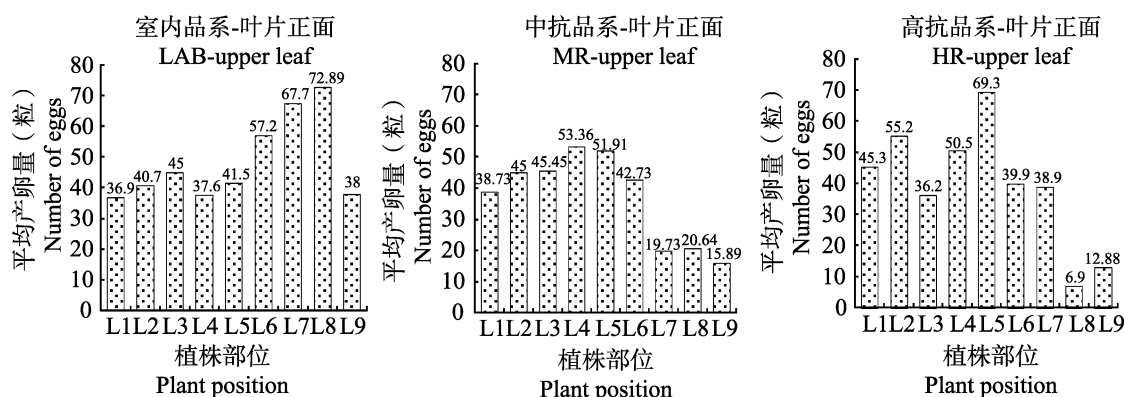


图 2 室内品系和抗性品系在不同叶位叶正面产卵量

Fig. 2 The numbers of eggs laid on upper leaf in different leaf positions by 2 resistant strain and a laboratory strain of *Plutella xylostella*

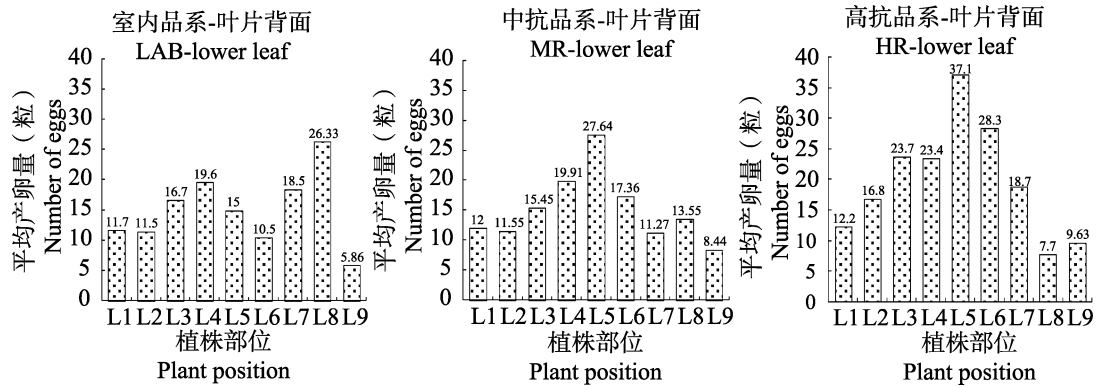


图 3 室内品系和抗性品系在不同叶位叶背面产卵量
Fig. 3 The numbers of eggs laid on lower leaf in different leaf positions by 2 resistant strain and a laboratory strain of *Plutella xylostella*

表 2 抗性品系和室内品系在甘蓝不同部位的产卵比率
Table 2 The percent of oviposition in different parts of the cabbage by 2 resistant strain and a laboratory strain of *Plutella xylostella*

品系 Strain	产卵比例 (%) Percent of eggs laid on different parts of cabbage					
	茎部 Stem	叶片正面 Upper leaves	叶片反面 Lower leaves	第 1 到第 5 叶 L1-L5 叶	叶柄 Petiole	心部 GP
LAB	6.57a	65.59a	20.34a	50.07b	5.93a	1.50a
MR	5.01a	62.35a	25.65a	64.07ab	6.57a	0.42a
HR	4.20a	59.93a	29.96a	66.36a	5.27a	0.62a

同列数据后面标注相同字母者表示差异不显著 (邓肯氏新复极差法检验)。
Data in the same column followed by the same letters are not significantly different at 0.05 level by Duncan's multiple range test.

将甘蓝植株分为心叶(GP)、叶片正面(Upper leaves)、叶片反面(Lower leaves)、叶柄(Petiole)和茎干(Stem)5 部分后调查显示 (图 4), 室内品

系、中抗性品系和高抗性品系在叶片正面的卵量分别占总卵量的 65.59%、62.35%和 59.93%, 在叶片反面的卵量分别占总卵量比例为 20.34%、25.65%和 29.96%, 表现为抗性品系在甘蓝叶片背面的产卵比例高于室内品系。而在心叶、叶柄和茎干部位 3 个品系间的产卵量基本相当。

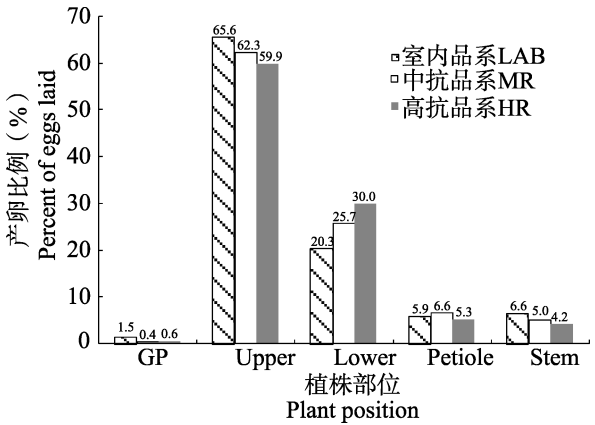


图 4 抗性品系和室内品系在甘蓝各个部位产卵分布
Fig. 4 The distribution of oviposition in different parts of the cabbage by 2 resistant strain and a laboratory strain of *Plutella xylostella*

2.2 抗性品系与室内品系的交配日节律比较

交配行为观察显示 (图 5), 3 个品系雌蛾全天均可交配。在本次试验中, 实际日出时间为 6:37, 日落时间为 16:58, 因此统计时将 6:37—16:58 这段时间定义为白天, 将 16:58—次日 6:37 这段时间定义为夜间。白天交配总对数占全天交配总对数的比例, 室内品系为 40.39%<中抗性品系的 43.05%<高抗性品系的 47.63%, 即抗性品系成虫白天交配的比例增加; 但总体而言 3 个品系雌蛾白天交配比例均低于夜间交配比例。

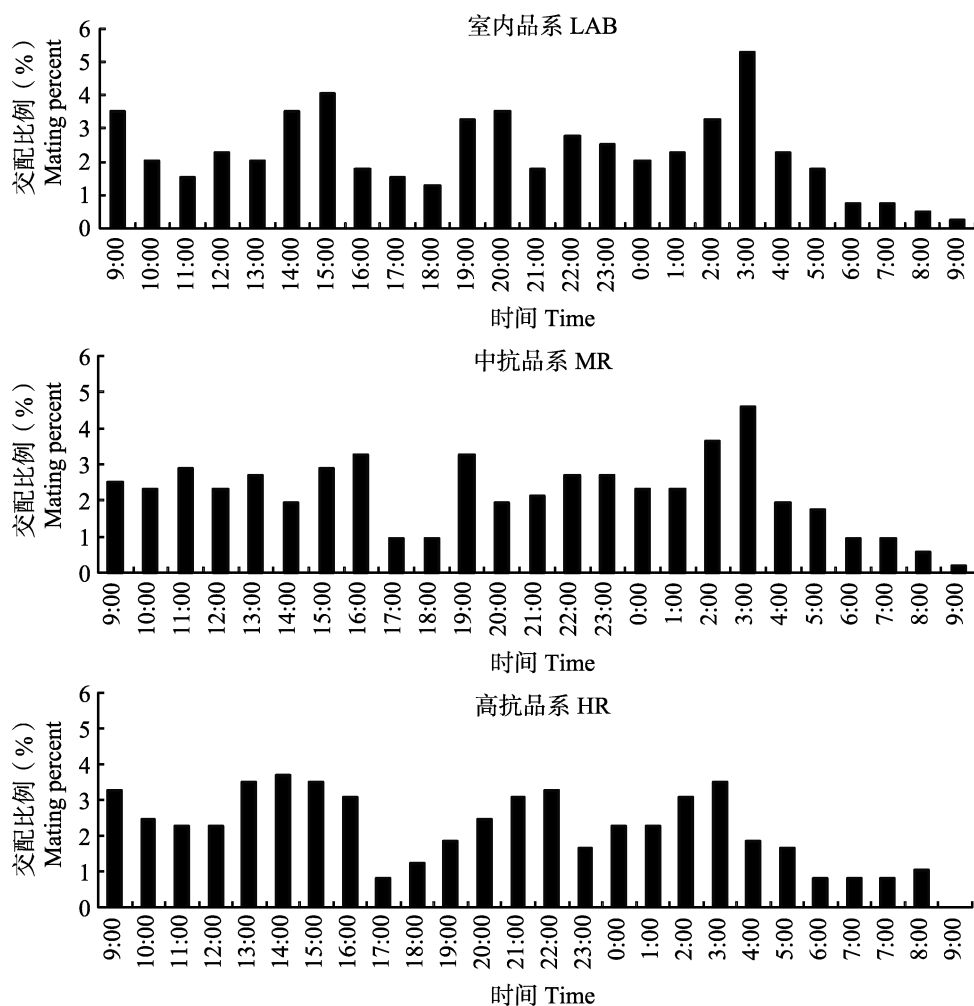


图5 单位时间内室内品系和抗性品系交配比例

Fig. 5 The mating ratios of laboratory strain or resistant strain in per unit time

将1天分成0:00—6:00、6:00—12:00、12:00—18:00和18:00—24:00 4个时间段后(表3),室内品系、中抗品系和高抗品系交配最多的时间段均在0:00—6:00,交配比例分别为30.22%、31.05%和29.12%;交配比例最低的时间段为6:00—12:00。但交配比率第二多的时间段3个品系间存在差异,室内品系(29.40%)和中抗品系(25.91%)出现在18:00—24:00,而高抗品系(28.67%)出现在12:00—18:00。

从具体交配高峰时间而言(图5),室内品系9:00有个第1个高峰,这个高峰形成与小菜蛾交配前期短,与试验用蛾子是在24 h内羽化有关;第2个可见的高峰是在12:00,第3个高峰在15:00,第4个高峰在20:00,第5个高峰在22:00,第6个高峰在次日凌晨3:00。中抗品系

明显可见的交配高峰有11:00、16:00、19:00、22:00、次日3:00,高峰数为5个;高抗品系交配高峰有9:00、14:00、22:00、次日3:00,高峰数下降为4个。3个品系在22:00和次日3:00出现高峰最为稳定,且3个品系全天交配比例最高均是在凌晨3:00出现。

2.3 抗性品系与室内品系的产卵节律比较

3个品系24 h产卵规律如图6,可以看出,3个品系全日均能产卵,室内品系白天(6:37—16:58)产卵量657粒,夜间(16:58—次日6:37)的产卵量1007粒;中抗品系白天产卵765粒,夜间1271粒;高抗品系白天产卵897粒,夜间1205粒。3个品系在夜间产卵量均比白天要多,室内品系白天产卵量占总卵量的39.49%,中抗

表 3 室内品系和抗性品系在 4 个时间段交配对数及占总对数的比例
Table 3 The number and the proportion of the mating pairs in a laboratory train and 2 resistant strains during four time periods

时间段 Observation time	交配对数 Mating pairs of three strains					
	室内品系 LAB	比例 (%) Proportion	中抗品系 MR	比例 (%) Proportion	高抗品系 HR	比例 (%) Proportion
0:00-6:00	110	30.22	145	31.05	129	29.12
6:00-12:00	57	15.66	86	18.42	84	18.96
12:00-18:00	90	24.73	115	24.63	127	28.67
18:00-24:00	107	29.40	121	25.91	103	23.25

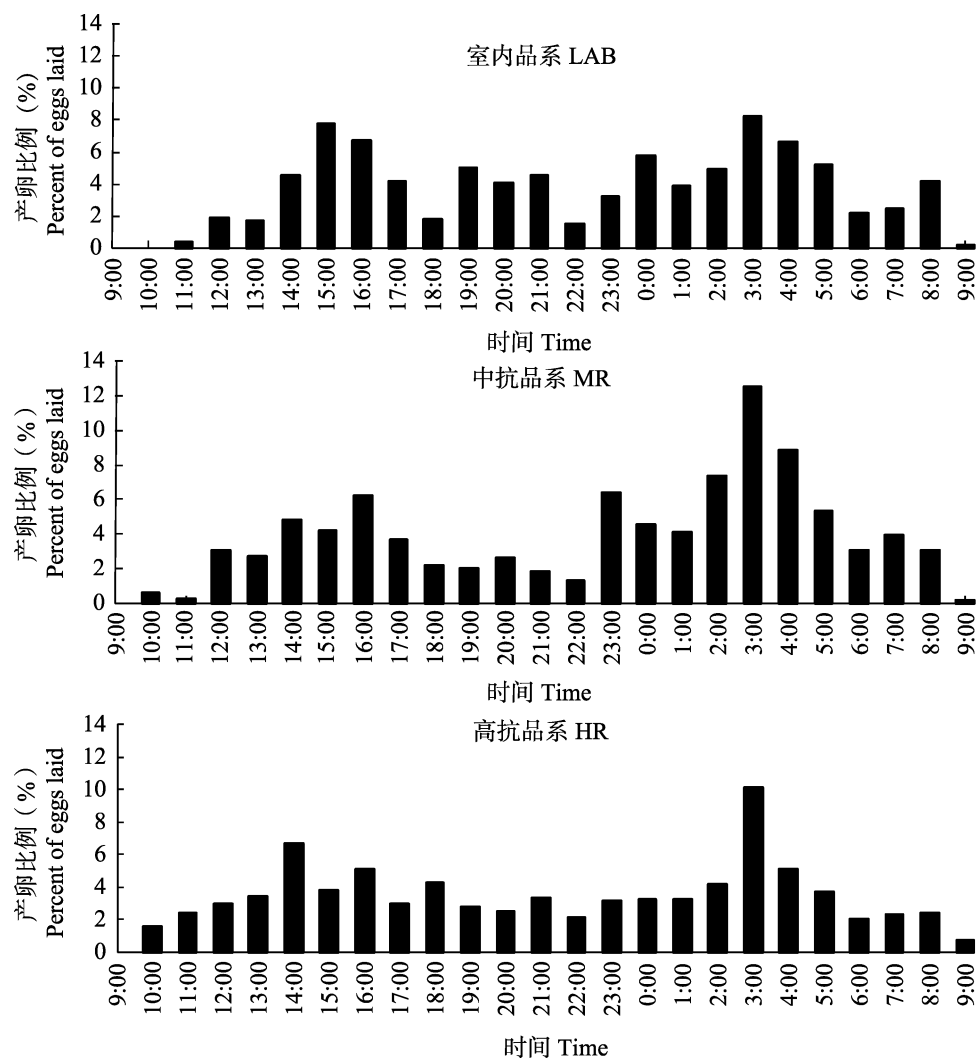


图 6 单位小时内室内品系和抗性品系产卵量

Fig. 6 Hourly periodicity of oviposition by the laboratory strain and resistant strain DBM on Chinese cabbage leaves

品系为 37.57%，而高抗品系则为 42.67%，白天产卵比例明显增加（表 4）。但 3 个品系在 4 个时间段产卵从多到少规律一致，依次是产卵最多的时间段为 0:00—6:00，其次是 12:00—18:00，

第 3 是 18:00—24:00，最少的是 6:00—12:00。

3 个品系在 24 h 内出现了 5 个产卵高峰。第 1 个高峰出现在 14:00—16:00，其中室内品系在 15:00，中抗品系在 16:00，而高抗品系出现在

表 4 室内品系和抗性品系在 4 个时间段产卵量及占总卵量的比例
Table 4 The number and the proportion of eggs laid in laboratory strain and resistant strains during four time periods

时间段 Observation time	各个品系产卵量 (头) Number of eggs laid by three strains DBM					
	室内品系 LAB	比例 (%) proportion	中抗品系 MR	比例 (%) Proportion	高抗品系 HR	比例 (%) Proportion
0:00-6:00	639	38.40	919	45.14	748	35.59
6:00-12:00	166	9.98	235	11.54	270	12.84
12:00-18:00	491	29.51	530	26.03	627	29.83
18:00-24:00	368	22.12	352	17.29	457	21.74

14:00。第 2 个高峰出现在 18:00—21:00, 其中室内品系出现在 19:00, 但 19:00—21:00 产卵量均较多; 中抗品系出现在 20:00, 高抗在 21:00。第 3 个高峰出现在 23:00—0:00, 室内品系出现在 0:00, 中抗出现在 23:00, 而高抗在 0:00—2:00 产卵比例稳定, 无明显峰值。第 4 个高峰 3 个品系均出现在凌晨 3:00, 这是全天产卵最多的高峰。第 5 个高峰出现在次日早上 8:00 附近, 但峰很小。5 个高峰中有 2 个高峰时间出现在凌晨 0:00—6:00, 这也与凌晨时段雌蛾产卵更多这一现象。

3 讨论

本文通过对 2 个氯虫苯甲酰胺抗性品系产卵部位选择、交配节律和产卵节律观察, 结果发现抗性品系在甘蓝植株上产卵时, 与室内品系相比, 选择的部位更靠近植株的中下部, 并且在叶片背部产卵的比例也呈现增加的趋势。这从害虫保护后代的角度讲是有利的, 利于卵、幼虫避开杀虫剂、雨水等不利因子, 提高害虫的存活率。

试验也显示, 高抗品系的交配节律与室内品系存在一定的差异, 如虽然交配比率最高的时间段室内、中抗和高抗品系都是一样的, 但是在交配比例第二高的时间段, 高抗品系 (12:00—18:00) 与室内或中抗品系 (18:00—24:00) 并不一致, 抗性品系和室内品系交配活动高峰期不完全一致会导致两者很多个体交配时间上错开, 进而影响交配选择的结果, 从而有利于抗性基因的纵向传递和抗性基因的富集。

害虫抗药性形成与行为之间关系是十分复杂的, 害虫在抗性形成过程中, 体内生理代谢系统受到了影响或干扰, 害虫靶标位点的基因突变等变化都有可能引起害虫行为的变化, 但是这些行为变化与抗性形成的关系, 如有利还是不利, 促进还是阻止? 目前的研究还比较少。

有研究显示, 在鳞翅目的一些物种中, 种群内的亲代之间的差异已被证明是存在的, 基因控制的产卵偏好性被检测出与种群间或种间杂交相关 (Waldvogel and Gould, 1990; Singer *et al.*, 1991; Thompson and Pellmyr, 1991)。本研究中室内品系、中抗品系和高抗品系来源于 3 个小菜蛾种群, 但是否会影响 3 个品系的产卵或交配行为是未知的, 因为没有相关文献的支持。

参考文献 (References)

Brattsten LB, Holyoke CW, Leeper JR, Raffa KF, 1986. Insecticide resistance: challenge to pest management and basic research. *Science*, 231(4743): 1255–1260.

Feng X, Li ZY, Wu QJ, Chen AD, Wu YD, Hou YM, He YR, Li JH, Xie SH, Zhang JM, Fu W, Ma CS, 2011. Research progress of the resistance management and sustainable control of diamondback moth (*Plutella xylostella*) in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(2): 247–253. [冯夏, 李振宇, 吴青君, 谌爱东, 吴益东, 侯有明, 何余容, 李建洪, 谢圣华, 章金明, 符伟, 马春森, 2011. 小菜蛾抗性治理及可持续防控技术研究与示范——公益性行业(农业)科研专项“小菜蛾可持续防控技术研究与示范”进展. *应用昆虫学报*, 48(2): 247–253.]

Fu XW, Xing ZL, Liu ZF, Ali A, Wu KM, 2014. Migration of diamondback moth, *Plutella xylostella*, across the Bohai Sea in northern China. *Crop Protection*, 64(3): 143–149.

Furlong MJ, Wright DJ, Dosdall LM, 2013. Diamondback moth

- ecology and management: problems, progress, and prospects. *Annual Review of Entomology*, 58(1): 517–541.
- Guo L, Liang P, Zhou XG, Gao XW, 2014. Novel mutations and mutation combinations of ryanodine receptor in a chlorantraniliprole resistant population of *Plutella xylostella* (L.). *Scientific Reports*, 4(4):6924–6924.
- Hu ZD, Chen HY, Li ZY, Zhang DY, Yin F, Lin QS, Bao HL, Zhou XM, Feng X, 2012. Found a field population of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), with high-level resistance to chlorantraniliprole in South China. *Guangdong Agricultural Science*, 39(1): 79–81. [胡珍娣, 陈焕瑜, 李振宇, 张德雍, 尹飞, 林庆胜, 包华理, 周小毛, 冯夏, 2012. 华南小菜蛾田间种群对氯虫苯甲酰胺已产生严重抗性. 广东农业科学, 39(1): 79–81.]
- Hu ZD, Feng X, Lin QS, Chen HY, Li ZY, Yin F, Liang P, 2014. Biochemical mechanism of chlorantraniliprole resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* Linnaeus. *Journal of Integrative Agriculture*, 13(11): 2452–2459.
- Ke LT, Fang JL, 1979. Studies on the biology of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L.: life history, annual generations and temperature relations. *Acta Entomologica Sinica*, 22(3): 310–319. [柯礼道, 方菊莲, 1979. 小菜蛾生物学的研究: 生活史、世代数及温度关系. 昆虫学报, 22(3): 310–319.]
- Lockwood JA, Sparks TC, Story RN, 1983. Evolution of insect resistance to insecticides: a reevaluation of the roles of physiology and behavior. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 30(4): 41–51.
- Liu SS, Chen FZ, Zalucki MP, 2002. Development and survival of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) at constant and alternating temperatures. *Environment Entomology*, 31(2): 221–231.
- Lai T, Su J, 2011. Assessment of resistance risk in *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) to chlorantraniliprole. *Pest Management Science*, 67(11): 1468–1472.
- Pan F, He YR, Wang DS, Guo XL, Chen MC, 2012. Research advances on effect of temperature on growth, development and reproduction of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Journal of Environmental Entomology*, 34(1): 104–109. [潘飞, 何余容, 王德森, 郭祥令, 陈绵才, 2012. 温度对小菜蛾生长发育和繁殖影响的研究进展. 环境昆虫学报, 34(1): 104–109.]
- Sial AA, Brunner JF, 2012. Selection for resistance, reversion towards susceptibility and synergism of chlorantraniliprole and spinetoram in obliquebanded leafroller, *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Pest Management Science*, 68(3): 462–468.
- Singer MC, Ng D, Moore RA, 1991. Genetic variation in oviposition preference between butterfly populations. *Journal of Insect Behavior*, 4(4): 531–535.
- Thompson JN, Pellmyr O, 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36(36): 65–89.
- Talekar NS, Liu SH, Chen CL, Yiin YF, 1994. Characteristics of oviposition of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae) on cabbage. *Zoological Studies*, 33(1): 72–77.
- Talekar NS, Shelton AM, 1993. Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Annual Review of Entomology*, 38: 275–301.
- Tan XW, Ren L, Xu XB, Rui CH, 2012. Sublethal effects of chlorantraniliprole on the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Linnaeus). *Plant Protection*, 38(4): 42–46. [谭晓伟, 任龙, 徐希宝, 芮昌辉, 2012. 氯虫苯甲酰胺对小菜蛾亚致死效应的研究. 植物保护, 38(4): 42–46.]
- Waldvogel M, Gould F, 1990. Variation in oviposition preference of *Heliothis virescens* in relation to macroevolutionary patterns of heliothine host range. *Evolution*, 44(5): 1326–1337.
- Wang XL, Wu YD, 2012. High level of resistance to chlorantraniliprole evolved in field populations of *Plutella xylostella*. *Journal of Economic Entomology*, 105(3): 1019–1023.
- You MS, Wei H, 2007. Study on the diamondback moth (*Plutella xylostella* L.). Beijing: China Agricultural Press. 205–225. [尤民生, 魏辉, 2007. 小菜蛾的研究. 北京: 中国农业出版社. 205–225.]