

小菜蛾种群灾变及抗药性治理研究进展*

李振宇^{1**} 肖 勇¹ 吴青君² 谌爱东³ 王兴亮⁴ 章金明⁵ 冯 夏^{1***}

(1. 广东省农业科学院植物保护研究所, 广州 510640; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081;

3. 云南省农业科学院农业环境资源研究所, 昆明 650205; 4. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095;

5. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021)

摘 要 小菜蛾是世界性十字花科蔬菜的重要害虫, 是产生抗药性最严重的害虫之一, 一直是世界农业科技学者的研究热点。建国 70 年来, 我国农业科技工作者做了大量的小菜蛾研究工作, 在小菜蛾的发生规律、灾变机制、抗药性、抗药性机理及综合治理技术等方面均取得了诸多重要进展。本文对近 70 年来小菜蛾研究的重要结果、结论及相关重要进展进行了综述, 对未来我国小菜蛾防控的新技术和新策略进行了展望。

关键词 小菜蛾; 70 年; 研究进展

Progress in research on diamondback moth (*Plutella xylostella*) outbreaks and the management of resistance in this pest

LI Zhen-Yu^{1**} XIAO Yong¹ WU Qing-Jun² SHEN Ai-Dong³
WANG Xing-Liang⁴ ZHANG Jin-Ming⁵ FENG Xia^{1***}

(1. Institute of Plant Protection, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;

2. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

3. Institute of Agricultural Environment and Resource, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China;

4. College of Plant Protection; Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 5. Institute of Plant

Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China)

Abstract The diamondback moth (DBM), *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae), is an important global pest of cruciferous vegetables that has high resistance to many commonly used insecticides. There has consequently been a considerable amount of research on this species worldwide. In the past 70 years, Chinese scientists have made important contributions to research on *P. xylostella*, including population dynamics, insecticide resistance and comprehensive management techniques to control this pest. This paper summarizes this progress and anticipates new control techniques and strategies for the control of *P. xylostella* in China.

Key words diamondback moth; seventy years; research progress

小菜蛾 *Plutella xylostella* L. 属鳞翅目 (Lepidoptera) 菜蛾科 (Plutellidae), 是一种寡食性害虫, 主要为害十字花科蔬菜 (尤民生和魏辉, 2007)。小菜蛾最早在 1746 年被记载 (Harcourt, 1963), 目前在所有种植十字花科蔬菜和油菜的国家和地区均有分布 (Talekar and Shelton,

1993)。关于小菜蛾的起源, 学术界分别提出了地中海沿岸、南非和中国的起源假说 (Hardy, 1938; Kfir, 1998; Liu *et al.*, 2000), 尤民生等 (2020) 最新研究结果表明, 小菜蛾起源于南美洲可能性较大 (You *et al.*, 2020)。小菜蛾一直是世界农业科技工作者的研究热点, 到目前为

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划项目 (2017YFD0201200, 2018YFD0201200)

**第一作者 First author, E-mail: lizhenyu@gdaas.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: fengx@gdpri.com

收稿日期 Received: 2019-12-12; 接受日期 Accepted: 2020-03-23

止,美国《昆虫学年评》已发表 3 篇关于小菜蛾研究的综述性文章 (Talekar and Shelton, 1993; Furlong *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2016b), 其重要性可见一斑。

在我国,小菜蛾最早的报道在 1961 年,1976 年开始了对小菜蛾生物学、发生规律以及综合治理的研究 (浙江省农科院园艺所蔬菜植保课题组, 1976a, 1976b)。截至 2019 年 11 月 30 日,我国公开发表关于小菜蛾的研究论文共有 2 569 篇,硕士学位论文和博士学位论文共 444 篇 (<https://www.cnki.net/>)。2008 年,小菜蛾在我国的发生面积超过 220 万 hm^2 。同年,公益性行业 (农业) 科研专项“小菜蛾可持续防控技术与示范”获立项支持,对我国小菜蛾的研究及防控起到了重要的推动作用。

70 年来,我国农业科技工作者对小菜蛾进行了大量的研究工作,在小菜蛾的发生规律、灾变机制、抗药性、抗药性机理及其及综合治理技术等方面均取得了诸多重要进展。本文对近 70 年来小菜蛾的研究的重要结果、结论及取得的相关重要进展进行了综述,对未来我国小菜蛾防控中的新技术和新策略进行了展望。

1 种群发生规律

我国幅员辽阔,经纬度跨越大,气候差异明显,导致小菜蛾的发生存在地域差异。我国各地小菜蛾发生始盛期时间随纬度增加逐渐向后推移,海南地区始盛期最早,在 2-3 月份,东北地区最迟,在 6-7 月份。每年不同区域有 1-2 个发生的高峰期,通常北方地区春季高峰期明显高于秋季,南方地区春秋两季发生峰值基本一致 (冯夏等, 2011; 常晓丽等, 2017)。在我国北方地区,小菜蛾的发生呈季节性。东北地区的小菜蛾始盛期为 6-7 月份,1 年发生 2-3 代。华北地区小菜蛾始盛期在 4-5 月份,1 年发生 5-6 代。中部地区,小菜蛾始盛期出现在 2 个阶段,分为 4-6 月份和 9-11 月份,其中每年的 6 月和 8 月,小菜蛾发生最为猖獗,这两个月份也是十字花科蔬菜大面积种植的时段。在长江以南地区小菜蛾周年发生,华南地区 1 年小菜蛾发生世代数超过

10 代,广东和海南地区发生在 20 代以上。西部地区,小菜蛾只有在当地温度适宜的夏季才发生,因为此时才能满足十字花科蔬菜生长所需要的外部条件,年发生代数大约为 3-4 代 (冯夏等, 2011)。

小菜蛾无滞育习性,小菜蛾能否越冬成为一个重要生态学问题。我国小菜蛾越冬北限可能为 2 月份月平均气温 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 等温线 (马春森和陈瑞鹿, 1991), 即河南驻马店至湖北武汉为越冬过渡带 (冯夏等, 2011)。我国小菜蛾越冬区域划分为 3 个区域,即华南、华中等地小菜蛾可安全越冬区、部分华北地区为小菜蛾无显著意义越冬的地区,即当地越冬虫源不是春季虫源的主要组成,东北地区全部及华北大部分地区小菜蛾不能越冬 (马春森和陈瑞鹿, 1995; 马春森等, 2010; 熊立钢等, 2010)。

小菜蛾具有迁飞习性,存在远距离伴迁现象。我国小菜蛾迁飞有“迁入迁出”和“迁入定殖”两种模式。我国小菜蛾至少存在两条迁飞路径,一条是起源于长江中下游地区,随东亚亚热带季风向中国北方地区逐步迁移;另一条是起源于西南地区,随孟加拉湾季风向中国中、东部迁移,其迁飞为渐进性 (Yang *et al.*, 2015), 迁飞高度在 800-1 200 m,是小菜蛾跨区域迁飞较好证据 (刑鲲等, 2013, 2016)。

2 种群灾变机制

2.1 环境因素影响种群灾变

气候变暖显著影响小菜蛾种群灾变规律。随着气候变暖,我国小菜蛾发生呈北移趋势,近年来青海、内蒙古等油菜田小菜蛾发生呈加重趋势。广东省内小菜蛾受气候变暖影响年发生代数、高峰期等重要生物学规律发生了重要变化,春峰提前至 2 月中旬至 3 月中旬,而秋峰则推迟至 10 月以后 (李振宇等, 2016a)。温度对小菜蛾的生长发育影响很大, $29\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时幼虫发育时间为 $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时的一半 (Chuang *et al.*, 1989), 恒温条件下小菜蛾生长发育、存活、繁殖和种群增长的最佳温度为 $20\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Liu *et al.*, 2002)。昼夜变温幅度较大时日高温导致成虫寿命缩短,但

适宜夜低温延缓成虫早亡, 夜间温度 17 °C 是成虫较为适宜温度 (Nguyen *et al.*, 2014; 邢赬等, 2015)。气温升高, 雨季来临, 降雨增多, 将使小菜蛾种群密度保持低水平。小菜蛾的耐热性受多种因子影响, 不同发育阶段的小菜蛾耐热性不同, 小菜蛾 4 龄幼虫的临界高温是 50.31 °C, 显著高于其他虫态 (常向前等, 2012; Zhang *et al.*, 2015b); 对小菜蛾 1 龄或卵期进行短期热胁迫并不影响后续的存活率, 热胁迫越接近成虫阶段越对其繁殖的不利影响越大 (Zhang *et al.*, 2015a)。高温、降雨、干旱等极端气候条件都可能降低小菜蛾产卵量及卵孵化率, 湿润的天气有利于小菜蛾的大面积爆发, 但是降水量大时也可以直接冲刷掉小菜蛾的卵和低龄幼虫 (李振宇等, 2016)。

2.2 生产模式显著影响种群灾变

散户种植与规模化菜场中小菜蛾的灾变规律存在明显差异, 散户种植的春峰与秋峰变化不大, 但规模化菜场秋高峰为害程度下降, 春高峰为害上升。夏季采取休耕轮作的菜场, 其小菜蛾种群明显均较连作地降低 (李振宇等, 2016)。北方地区温室蔬菜种植技术的迅速发展, 为小菜蛾越冬提供了更加有利的场所, 使原本呈季节性发生的小菜蛾也能够周年发生, 春季小菜蛾虫源基数增加, 发生期提早, 使得春季防治难度加大。遮阳网的应用使小菜蛾能够安全越夏, 而适应盛夏栽培的甘蓝及耐热白菜品种的推广, 改善了食物条件, 这些均有利于小菜蛾的发生 (吴青君等, 2001)。

2.3 天敌和野生寄主影响种群

天敌对小菜蛾种群灾变具有重要影响。小菜蛾寄生性天敌主要包括 37 种寄生蜂, 其中半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum*, 菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae*、菜蛾啮小蜂 *Oomyzus sokolowskii* 是优势种 (Lim, 1990), 这些优势种群的抗逆性较强, 有利于其生存; 调查明确捕食性天敌种类有中华草蛉 *Chrysopa sinica*、异色瓢虫 *Leis axyrides* 等共 22 种以上, 其中草间小黑蛛 *Erigonidium graminicola* 是优势种蜘蛛, 而八斑球腹蛛 *Theridion octomaculatum* 为丰盛种蜘蛛 (章

金明等, 2013)。主要病原微生物有玫烟色棒束孢 *Isaria fumosoroseus* 等虫生真菌种类和菌株 143 株, 其中玫烟色拟青霉菌株是目前为止所报道的对小菜蛾幼虫具最低致死浓度和最快致死速度的昆虫病原真菌 (吕利华等, 2007)。野生寄主十字花科杂草是小菜蛾重要的过渡寄主, 影响到其全年的种群发生 (Talekar and Shelton, 1993)。

3 性信息素研究与应用

3.1 性信息素的发现

Chow 等 (1974) 首次用有机溶剂提取的小菜蛾雌蛾提取物对雄蛾具有性反应活性, 1977 年, 确定了小菜蛾性信息素组分为顺-11-十六碳烯醇乙酸酯 (Z11-16: Ac) 和顺-11-十六碳烯醛 (Z11-16: Ald) (Chow *et al.*, 1977; Tamaki *et al.*, 1977; Chisholm *et al.*, 1979)。研究表明, 小菜蛾性信息素除了这 2 种主要组分, 还有许多微量组分, 且各组分比例关系对诱集效果影响较大 (Chisholm *et al.*, 1979; Koshihara and Yamada, 1980; 邓建宇等, 2007), 不同地区小菜蛾性信息成分和组分存在差异 (Koshihara *et al.*, 1978; Chisholm *et al.*, 1979)。

3.2 性信息素的识别机制

昆虫的性信息素识别过程主要涉及性信息素结合蛋白和性信息素受体。Zhang 等 (2009) 首次克隆得到一个小菜蛾性信息素结合蛋白基因 PxylPBP1, 序列比对显示与其他鳞翅目 PBP 具有较高的序列相似性 (70%-80%)。Sun 等 (2013b) 鉴定了小菜蛾全部 3 个性信息素结合蛋白基因, 3 种 PBP 蛋白对其他性信息素类似物也具有较强的结合能力。Mitsuno 等 (2008) 首次报道了小菜蛾性信息素受体 PxylOR1 的功能研究, PxylOR1 与共表达受体 PxylORco 表达于雄蛾触角感器神经元, 且该神经元被表达性信息素结合蛋白基因的支持细胞所包围。Sun 等 (2013a) 通过触角转录组分析筛选了 6 个具有相近的进化关系性信息素受体候选基因, 且均在雄触角高表达证明, PxylOR1 和 PxylOR4 为小菜蛾性信息素受体。

3.3 信息素的应用

小菜蛾性信息素主要应用于预测预报、诱捕和干扰交配(又称迷向法)(尹长清, 1988; 王香萍等, 2003)。性信息素诱蛾量较灯诱见蛾期早、蛾量大, 受气候、天气变化的影响较小(尹长清, 1988)。性信息素主要是醛类、醇类, 易氧化分解, 其主要组分和次要组分以合适比例混合是高效诱捕的关键(郑永利等, 2006)。植物挥发性物质与昆虫信息素协同对昆虫行为起调控作用, 可增强昆虫对性信息素反应(刘刚, 2014), 在性诱芯中加入植物挥发物具有显著的增效作用(王香萍等, 2008)。

小菜蛾性信息素控释装置(专利号: 201310597907.6)在超高 30 °C 高温时, 显著抑制性信息素释放, 低于 30 °C 时可以正常释放, 与成虫活动的规律吻合, 采用控释装置的诱芯持效期比为普通诱芯长约 15 d(张国庆等, 2015)。诱捕器高度和诱捕对象的飞行范围以及农作物高度有关(尹长清, 1988), 一般诱芯高于作物顶部 20-30 cm 时, 诱蛾量最高(王维专等, 1991; 王香萍等, 2003; 王凯学等, 2009)。成虫向诱芯位置聚集, 最大距离约为 19 m(胡慧建等, 1998), 性信息素的作用距离约 4-25 m(王维专等, 1991; Lee *et al.*, 1995), 空旷的地方诱捕效果好, 气流不通畅, 诱捕效率较低(章金明等, 2015)。

诱捕器类型对小菜蛾性信息素诱捕效果影响较大, 扁三角形诱捕器最省材料, 其有效诱捕面积最大, 效果最好(师迎春等, 2005), 5 种形状诱捕器对小菜蛾雄蛾的诱捕能力依次为翼形诱捕器>水桶形诱捕器>三角形诱捕器或漏斗形诱捕器>干式诱捕器, 干式诱捕器效果较差, 不适于小菜蛾的监测和诱捕(章金明等, 2012)。

4 生物防治及其天敌

小菜蛾在各个生长发育阶段均会受到生物因子的寄生、捕食、侵染, 多种生物因子在控制小菜蛾种群数量方面起着十分重要的作用。对小菜蛾起控制作用的生物因子包括: 天敌昆虫和昆虫病原微生物。天敌昆虫又分为寄生性天敌、捕

食性天敌, 昆虫病原微生物包括: 病毒、真菌、细菌、线虫、微孢子虫。在生物因子中对小菜蛾控制效果明显和利用最多的是天敌昆虫。小菜蛾寄生性天敌昆虫种类很多, 主要包括膜翅目的姬蜂科、茧蜂科、分盾细蜂科、小蜂科、扁股小蜂科、姬小蜂科、金小蜂科、赤眼蜂科中的一些寄生蜂(尤民生和魏辉, 2007)。1946 年全世界就已记述了 48 种, 1979 年报道寄生蜂可达 90 多种, 1985 年报道全世界已知小菜蛾寄生蜂有 126 种。

4.1 小菜蛾优势寄生性天敌-半闭弯尾姬蜂

半闭弯尾姬蜂 *Diadegma simeclausum* Hellen 起源于欧洲, 在 1997 年和 1998 年期间, 云南省农业科学院植物保护研究所陈宗麒从中国台湾和越南分别引入了半闭弯尾姬蜂到云南。半闭弯尾姬蜂引入后在释放区域成功定殖, 寄生率最高达 74%(陈宗麒等, 2001, 2003)。半闭弯尾姬蜂对小菜蛾具有高效的控害作用。国内将半闭弯尾姬蜂作为引进性天敌昆虫开展了其对当地小菜蛾的控制效果(陈宗麒等, 2001, 2003), 与当地天敌的竞争关系(陈宗麒等, 2003; 施祖华等, 2003, 2004)和种内竞争的研究(余海芳等, 2010)。对半闭弯尾姬蜂的生物生态学、行为学(李欣等, 2002; 蔡霞, 2006), 对寄主的搜索、寄生影响因子(李欣等, 2002), 对杀虫剂的敏感性(缪森等, 2000; 吴国星等, 2008; 尹艳琼等, 2010), 超微结构的观察(潘健和陈学新, 2003; 李欣和白素芬, 2004; 王世贵和蒋芸芸, 2007), 以及室内大量繁殖技术等方面开展了相关的研究。半闭弯尾姬蜂与菜蛾啮小蜂 *Oomyzus sokolowskii* (Kurdjumov) 之间可以发生直接食物资源竞争, 2 种蜂均可产卵寄生已被另一种蜂寄生过的寄主幼虫, 竞争结果依 2 种蜂的产卵先后顺序及时间间隔长短而异(施祖华等, 2003), 在寄生小菜蛾幼虫时, 半闭弯尾姬蜂比菜蛾绒茧蜂更具优势(施祖华等, 2004)。半闭弯尾姬蜂在云南省小菜蛾主要发生区域进行了释放应用, 对小菜蛾的田间自然寄生率最高可达 87.21%, 一般寄生率达 40%-60% 左右, 以释放半闭弯尾

姬蜂为主的绿色防控技术对小菜蛾的控制效果为 85%以上, 化学农药使用累计减少 60%以上, 提高蔬菜产品质量和安全性, 降低农药残留危害和污染, 缓解了农药对农田的污染(陈福寿等, 2018)。

4.2 其它寄生性天敌昆虫

半闭弯尾姬蜂及菜蛾绒茧蜂是小菜蛾的优势寄生蜂性天敌昆虫, 此外, 小菜蛾天敌昆虫还包括菜蛾啮小蜂、颈双缘姬蜂、赤眼蜂等其它寄生性天敌。

菜蛾啮小蜂是小菜蛾的幼虫聚寄生蜂, 在热带低海拔地区有着很高的应用潜力(李先伟, 2013)。颈双缘姬蜂 *Diadromus collaris* 主要寄生小菜蛾的蛹(汪信庚和刘树生, 1998)。作为小菜蛾的 2 种主要天敌, 菜蛾啮小蜂和颈双缘姬蜂的田间种群发生高峰期重叠, 且两者间有一定的竞争排斥作用, 当其中一种寄生率较高时, 另一种相对较低; 菜蛾啮小蜂活动期为 5-10 月, 而颈双缘姬蜂每年只在 5-7 月有较高的寄生率, 其它季节较少见(汪信庚等, 1998)。赤眼蜂是重要的卵寄生蜂种类, 许晶(2017)研究了玉米螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂对小菜蛾的寄生率, 结果表明, 玉米螟赤眼蜂在 0 和 1 日龄卵的寄生率分别为 82.4%和 54.1%; 螟黄赤眼蜂分别为 85.0%和 32.2%。因此, 可将玉米螟赤眼蜂和螟黄赤眼蜂作为防治小菜蛾的优势蜂种。在释放天敌的同时, 结合田间农事操作, 改善有利于天敌繁育和栖息的生态条件以提高天敌的自然控害效果, 如在十字花科蔬菜地间作甜玉米使得玉米螟赤眼蜂对小菜蛾卵寄生率有明显的提高(陈科伟等, 2006)。

4.3 捕食性天敌

小菜蛾的捕食性天敌种类较多, 但在生产中主要以田间保护与利用研究为主, 国内未见人工释放捕食性天敌昆虫防控小菜蛾的报道。常见的小菜蛾捕食性天敌有瓢虫类、蜘蛛类、蠋螋类、步甲类。拟环纹狼蛛和异色瓢虫为小菜蛾捕食性天敌的优势种类。陈元洲等(2004)调查了盐城市盐都地区小菜蛾捕食性天敌种类, 发现有瓢

虫、蜘蛛、隐翅虫、步甲、螳螂、蠋螋、盲蝽、花蝽、草蛉、蚂蚁等 22 种天敌。其中捕食性瓢虫优势种为七星瓢虫、异色瓢虫、六斑月瓢虫、黄斑盘瓢虫; 蜘蛛优势种为黑腹狼蛛, 拟环纹狼蛛; 蠋螋中的环足肥螋为优势天敌。蜘蛛类天敌田间种群密度较大, 占捕食性天敌总量的最高可达 82.48%, 草间小黑蛛、食虫沟瘤蛛、八斑球腹蛛在田间最为常见, 捕食能力强; 蜘蛛类全年均有发生, 但各种类发生时间不一, 如微蛛科的高峰期为 5-6 月, 三突花蛛的高峰期为 7-8 月, 八斑球腹蛛则在 9 月份虫口密度最大(吴梅香和尤民生, 2002)。七星瓢虫和三突花蛛与小菜蛾的时空二维生态位重叠度最大, 表明七星瓢虫和三突花蛛对小菜蛾有较好的跟随和潜在控制作用(李辉等, 2015)。

4.4 病原微生物

病原微生物具有种类多、安全有效、容易大量生产等优点, 在害虫的生物防治中占有重要的地位。从自然感病的桃蚜虫尸上分离获得的顶孢霉孢子粉经加工后, 两种剂型的顶孢霉可湿性粉剂(WP)和微粉剂(MDP)试产品对小菜蛾的校正死亡率为 53.00%-68.14%, 具有一定的应用前景(陈娥, 2016)。玫烟色拟青霉 *Paecilomyces fumosoroseus* 在小菜蛾的生物防治中具较强的应用潜力(吕利华等, 2007)。任翠娟等(2014)采用喷雾法研究环链棒束孢菌株(XS-1)PDA 发酵液对小菜蛾幼虫的校正死亡率为 57.14%; 而菌丝无水乙醇提取物的校正死亡率为 47.37%。通过基因重组增加毒力基因拷贝数, 进而显著提高虫生真菌引起昆虫致毒的速率成为虫生真菌的研究热点, 如将金龟子绿僵菌变种(*Metarhizium anisopliae* var. *acridum*)基因重组后, 转化子 609-1 对小菜蛾毒力增加幅度最大达 22%(崔倩倩, 2013)。

5 抗药性的发生发展

1953 年首次报道小菜蛾成为世界上第一个对 DDT 产生抗药性的农作物害虫(Ankersmit, 1953)。至今为止, 小菜蛾几乎对田间使用的每

一种杀虫剂都产生了不同水平的抗药性(Talekar and Shelton, 1993; 闫艳春等, 1997; 陈之浩和程罗根, 2000), 如有机氯类, 有机磷类, 氨基甲酸酯类, 拟除虫菊酯类, 苯甲酰基脲类, 苏云金杆菌(Bt)类, 沙蚕毒素类, 抗生素类和昆虫生长调节剂类等。

在我国, 小菜蛾几乎对所有药剂产生了不同程度抗药性。从地理区域分析, 南方地区抗药性水平普遍高于北方地区, 以广东、海南地区最为严重(冯夏等, 2011)。从时间跨度上分析, 不同杀虫剂抗药性发生发展快慢存在差异, 总体可将抗药性发生发展分为四个阶段。

5.1 第一阶段: 20 世纪 80 年代以前

在这个阶段, 国际上主要用有机氯类农药来防治小菜蛾。1965 年, 斯里兰卡地区小菜蛾对 DDT 产生了抗药性; 1978 年, 马来西亚地区小菜蛾对 DDT 产生了抗药性(Sudderuddin, 1978)。在我国, 20 世纪 70 年代后, 小菜蛾开始成为南方十字花科蔬菜产区主要害虫, 抗药性问题突出。20 世纪 80 年代, 我国禁用了高毒有机氯类、有机磷类农药在防治小菜蛾上的使用, 开始尝试以溴氰菊酯为代表的拟除虫菊酯类和灭多威为代表的氨基甲酸酯类农药。唐振华等(1992)监测了 1979-1986 年上海地区小菜蛾种群抗药性, 发现对敌敌畏、乐果和乙酰甲胺磷抗药性发展较为缓慢, 而对溴氰菊酯、氰戊菊酯达到 400 倍以上的极高抗药性水平。1987 年, 拉萨地区小菜蛾对敌敌畏、乐果和辛硫磷产生了不同程度的抗药性(石世清, 1989)。1990 年, 广州、福州、厦门小菜蛾种群对敌敌畏、杀螟腈、溴氰菊酯、速灭菊酯、灭多威和久效威均产生了不同程度的抗药性。广州地区小菜蛾对有机磷类和氨基甲酸酯类杀虫剂抗药性达到了高抗水平, 对拟除虫菊酯类抗药性水平更是高达 1 760 倍以上(陈言群和孙耕芹, 1990)。

5.2 第二阶段: 20 世纪 90 年代初

进入 20 世纪 90 年代, 菊酯类杀虫剂普遍产生抗药性, 苏云金芽孢杆菌(Bt)在国内小菜蛾防治中得到推广应用。1991-1993 年间贵州地区

小菜蛾对溴氰菊酯已产生抗药性, 且增长迅速(陈之浩等, 1994)。1991-1997 年, 湖北地区田间小菜蛾对拟除虫菊酯类、有机磷类杀虫剂已产生高抗药性(朱树勋等, 1995, 1998)。1992-1994 年, 上海地区小菜蛾对溴氰菊酯的抗药性已经达到极高水平抗药性(赵建周等, 1996)。1994-1996 年, 广东地区供港菜区小菜蛾对 Bt 抗药性为 18-30 倍, 南昌地区小菜蛾对有机磷类的乙酰甲胺磷和拟除虫菊酯类的氯菊酯和溴菊酯为中抗水平(冯夏等, 1995; 汤丽梅等, 1998)。1997 年, 湖南长沙地区小菜蛾对氰戊菊酯抗药性倍数达到 300.6 倍, 对乙酰甲胺磷抗药性倍数达为 34.3 倍, 云南地区田间小菜蛾种群对阿维菌素抗药性达到 46.1 倍, 氯氰菊酯、灭多威抗药性已达到数百倍的高抗水平(陈章发等, 1998; 张雪燕等, 2001)。1999-2002 年, 南方地区小菜蛾对阿维菌素、氟虫腈和苏云金杆菌都表现较高抗药性水平, 北京延庆小菜蛾对氰戊菊酯达到高抗水平(陈喜劳和黄军定, 2005; 吴青君等, 2005)。

5.3 第三阶段: 21 世纪初期

21 世纪初期, 多数地区小菜蛾对阿维菌素等药剂还没有产生明显抗药性, 菊酯类药剂抗药性水平较高。2006 年, 陕西杨凌地区小菜蛾对杀虫剂未产生明显的抗药性(黄剑和吴文君, 2006)。2007 年, 张家口坝上地区小菜蛾对阿维菌素和甲氨基阿维菌素苯甲酸盐的抗药性状况为低水平抗药性和中等水平抗药性(张树发, 2008), 扬州地区小菜蛾种群对氟铃脲、溴氰菊酯产生抗药性(陆玉荣等, 2006)。南京地区小菜蛾对溴氰菊酯的抗药性水平为 283.81 倍, 对高效氯氰菊酯的抗药性为 82.13-142.48 倍的高水平抗药性(许小龙等, 2000)。2003-2004 年, 广西地区小菜蛾对啶虫隆抗药性达到 20.41- 21.25 倍的中抗水平, 福建地区小菜蛾对阿维菌素已达高抗水平(黄斌, 2005; 龙丽萍等, 2006)。

5.4 第四阶段: 2010 年以来

2010 年以来, 全国农业技术推广中心报告显示(<https://www.natesc.org.cn/sites/cb/>), 我国小菜蛾种群对氯虫苯甲酰胺、多杀菌素、溴虫腈、

茆虫威、阿维菌素和高效氯氰菊酯已普遍产生不同程度的抗药性, 湖南、广东、海南、云南等南方蔬菜产区相比北方蔬菜产区小菜蛾种群抗药性水平较高, 已处于中等至高水平抗药性。

2011 年, 新型双酰胺类药剂氯虫苯甲酰胺的抗药性全面爆发, 广东地区抗药性最高可达 1 749.96 倍, 云南地区田间小菜蛾对氯虫苯甲酰胺也达到高抗水平(尹艳琼等, 2015; 胡珍娣, 2016)。同年, 浙江地区小菜蛾对氯虫苯甲酰胺抗药性水平处于敏感性下降-低水平抗药性阶段(章金明等, 2012)。2012-2013 年间, 云南陆良县小菜蛾种群对高效氯氰菊酯和阿维菌素产生了极高的抗药性, 陕西地区的小菜蛾田间种群对高效氯氰菊酯产生了极高水平抗药性(尹艳琼等, 2013; 殷劭鑫等, 2016)。2014 年, 江西地区的小菜蛾对阿维菌素和高效氯氰菊酯已产生高水平至极高水平抗药性, 对多杀菌素产生中低水平抗药性, 对苏云金杆菌、溴虫腈、氟啶脲、丁醚脲、茆虫威和氯虫苯甲酰胺等药剂仍比较敏感; 广东地区首次报道了小菜蛾田间种群对溴氰虫酰胺达到中抗水平(林庆胜等, 2014; 陈琼等, 2015)。2015 年, 湖南地区小菜蛾对高效氯氰菊酯抗药性达到极高水平, 对啉虫隆、阿维菌素和茆虫威抗药性属于高抗水平(朱航和周小毛, 2016)。

6 抗药性机理

小菜蛾是 APRD 数据库记载的抗药性案例最多的节肢动物(IRAC, 2016), 已对 95 种活性成分产生了不同程度的抗药性, 成为农业害虫抗药性研究的“模式物种”。小菜蛾对杀虫剂的抗药性机理是本领域的关注重点。小菜蛾对杀虫剂产生抗药性的机理主要包括代谢抗药性(解毒代谢增强)、生理抗药性(表皮穿透下降、靶标敏感度减弱)和行为抗药性(赵善欢, 1993)。

6.1 行为抗药性

行为抗药性是指昆虫可以选择对自身有利的行为, 减少或避免与杀虫剂接触。在药剂选择压力下, 害虫趋向于进化和保存利于个体存活

行为, 种群中具有这些行为的个体将增加(赵善欢, 1993; 李显春和王荫长, 1997)。Head 等(1995)通过计算模拟和录像分析, 认为对拟除虫菊酯的躲避反应能显著减少幼虫接触到的药量, 并提高小菜蛾在施用拟除虫菊酯寄主上的存活率。此外, 国外有学者观测到, 提供 8 种药剂处理的寄主供小菜蛾自由产卵, 雌虫倾向于在茎基部产卵, 明显高于叶片(含药量较多)的产卵量, 表明小菜蛾已对杀虫剂进化出行为抗药性, 或具备通过选择产卵位置进化出行为抗药性的能力(Sarfraz *et al.*, 2005)。我国学者对小菜蛾行为抗药性方面的研究较少, 为解析害虫在药剂选择压力下的行为改变现象, 或需关注幼虫躲避, 成虫产卵、取食和种群间社会性/非社会性的交流机制。

6.2 表皮穿透率下降

药剂穿透率降低体现在表皮和神经系统穿透性下降两个方面, 由于减少了进入体内的药量和延缓了杀虫剂到达靶点的时间, 可使昆虫获得一定水平抗药性(李显春和王荫长, 1997), 若与其他抗药性机制共同作用时常可引起高水平抗药性(沈晋良和吴益东, 1995)。用氘标记的阿维菌素点滴处理阿维菌素抗药性(ABM-R)和敏感(ABM-S)的小菜蛾幼虫, 说明表皮穿透率的下降可能参与了小菜蛾对阿维菌素的抗药性产生。Abro 等(1988)研究发现当用 2 种油剂分别与阿维菌素 Avermectin B1 混合点滴处理抗药性小菜蛾, 可提高药剂毒力。

6.3 解毒酶活性增强

代谢抗药性表现为害虫通过体内各种解毒酶量或质的改变, 加快杀虫活性成分的降解过程, 进而使害虫获得一定程度的抗药性。小菜蛾的解毒酶主要包括微粒体多功能氧化酶(MFO)、酯酶(EST)和谷胱甘肽-S-转移酶(GST)。利用酶抑制剂开展增效实验是初步探究解毒代谢酶是否参与抗药性进化的轻简化方法, 通过各种增效剂的活体测定, 多位学者明确了 MFO、EST 或 GST 酶系可能参与小菜蛾杀虫剂抗药性的形成(Liu *et al.*, 1984; Chen and Sun, 1986; 唐

振华等, 1992; Wang *et al.*, 2016c; Zhang *et al.*, 2017)。梁沛等(2001)的增效实验表明小菜蛾阿维菌素抗药性可能与 MFO 和羧酸酯酶(CarE)有关, Yin 等(2019)研究显示多功能氧化酶抑制剂 PBO 对 XY-PR 抗药性品系的啮虫丙醚毒力具有 5.8 倍的增效作用, 说明氧化代谢机制可能参与这一新型药剂的抗药性。相比之下, 酶抑制剂实验结果表示主要解毒酶系没有或仅在低水平参与小菜蛾 SZ-F 品系对氟虫腈(Li *et al.*, 2006)、GZ15 品系对溴虫腈(Wang *et al.*, 2019)、ZC 品系对氯虫苯甲酰胺(Wang *et al.*, 2013)的抗药性, 为后续进一步研究提供了指导线索。

利用酶动力学方法测定试虫酶活力变化也是代谢抗药性研究的有效手段。Qian 等(2008)在小菜蛾室内筛选的抗阿维菌素、虫酰肼品系中发现细胞色素 P450 单加氧酶活性增加了 1.7-3.0 倍, Pu 等(2010)对田间演化的阿维菌素高抗小菜蛾进行酶活性测定, 也检测到 P450 单加氧酶(ECOD 和 MROD)活性提高了 3.4-5.8 倍。李腾武等(2000)在研究小菜蛾对阿维菌素的抗药性过程中发现杂交 F₁ 代 CarE 和 GST 活性比抗药性亲本有降低, 自交 F₂ 代和回交后代 3 种酶的活性继续下降, 认为小菜蛾对阿维菌素的抗药性可能与 CarE 和 GST 的活性升高有关。通过测定杂交世代和近等基因系多功能氧化酶环氧化活性, 明确了 MFO 环氧化活性提高与小菜蛾对杀虫双和杀螟丹抗药性有关(程罗根等, 1998, 1999)。最近, 在对小菜蛾乙基多杀菌素高抗种群的酶活性检测中, 发现 CarE 和 GST 比活力为敏感材料的 3.2 倍和 15.4 倍, 说明这两个酶系可能参与了抗药性产生(尹飞等, 2016)。

近年来, 随着现代生物学技术的发展, 昆虫学家对害虫解毒酶活性的认知已进入到分子水平, 细胞色素 P450、EST 和 GST 等酶系可通过基因扩增、顺/反式调控或结构变化参与杀虫剂抗药性演化(Sonoda and Tsumuki, 2005; Puinean *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2011; Joussen *et al.*, 2012; You *et al.*, 2015)。Hu 等(2014)检测到小菜蛾 P450 基因 CYP321 在氯虫苯甲酰胺抗药性材料高水平表达, 并利用活体 RNAi 技术验证了其氯虫苯甲酰胺抗药性相关。Gao 等(2016)报道

小菜蛾 CYP340W1 基因在阿维菌素抗药性品系表达上调且可被该药剂诱导, RNAi 减低 CYP340W1 的表达提高了试虫对阿维菌素的敏感性。最近, Li 等(2018)在发现小菜蛾 CYP6BG1 表达量在氯虫苯甲酰胺抗药性品系中上升, 基因干扰证实其与药剂抗药性有关, 并利用转基因果蝇过量表达研究进一步明确其可导致该药剂毒力的显著降低。随后, 该团队在氯虫苯甲酰胺高抗的田间种群 TH 中检测到 CYP6BG1 基因 5'UTR 的-562-+49 区域具有最高的启动活性且可被该药剂诱导。通过 RNAi 实验明确转录因子 FTZ-F1 可调控 CYP6BG1 基因表达, 并且在抗药性种群中检测到 FTZ-F1 和 CYP6BG1 均可被氯虫苯甲酰胺诱导, 该研究为了解转录因子参与药剂抗药性演化提供了重要信息(Li *et al.*, 2019)。

6.4 靶标抗药性

靶标抗药性主要指杀虫剂的作用靶基因以量变或质变减低药剂的结合量或结合效能, 进而使害虫产生抗药性药的过程。不同类型的杀虫剂常对应于特定的作用靶标, 小菜蛾作为抗药性最为严重的节肢动物, 其被鉴定出的抗药性基因(位点)也是较多的, 概述如下: (i) 乙酰胆碱酯酶(Acetylcholinesterase, AChE)基因突变导致 AChE 对底物的亲和能力下降是昆虫对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂抗药性的重要原因。国外学者较早鉴定出小菜蛾抗丙硫磷品系的 ace1 基因存在 G227A 突变(Baek *et al.*, 2005), 通过体外功能实验证实 A298S 和 G324A 突变显著抑制了对氧磷的活性(Lee *et al.*, 2007)。此后, 陆续有研究人员检测了该基因突变频率与小菜蛾有机磷或氨基甲酸酯类药剂抗药性的相关性, 并尝试从分子动力学/分子对接的角度解析突变导致酶结构和功能差异(Kim *et al.*, 2011; Sonoda *et al.*, 2014)。(ii) γ -氨基丁酸受体(Gamma-aminobutyric acid receptor, GABAR)是苯并吡唑类、环戊二烯类杀虫剂靶向的主要受体, 同时也作为阿维菌素类药剂的次要靶点。Rdl 基因属于 GABAR, 最初从狄氏剂抗药性的黑腹果蝇中鉴定到, 并发现其 A302S 突变是 Rdl 抗药性的主要原因。Li 等(2006)在小菜蛾氟虫

腈抗药性品系 (SZ-F) 中检测到 30% 的 Rdl 为 A302S 突变, 经过 20 mg/L 药剂处理上升至 57%, 认为该突变与氟虫腈抗药性部分相关。袁国瑞 (2011) 研究结果显示小菜蛾 PxGABA α 1 亚基 A282S 点突变是小菜蛾对狄氏剂抗药性的主要因子, 是对氟虫腈和硫丹抗药性的辅助因子。此外, 胡进锋 (2007) 对小菜蛾阿维菌素高抗品系 (AV-R, 1 078 倍) 的 GABA 受体基因片段序列进行分析, 没有发现与阿维菌素抗药性相关的保守突变。(iii) 钠离子通道 (Sodium channel, SC) 是拟除虫菊酯类和钠离子通道阻断类杀虫剂 (SCBIs: 茚虫威、氰氟虫腈) 的主要作用靶标。Schuler 等 (1998) 首次克隆到了小菜蛾的钠离子通道基因, 利用电生理研究证实 L1014F (kdr 突变) 和 T929I 突变相关且导致钠离子通道神经敏感性降低, 另一个菊酯抗药性相关的突变 (M918T) 也被鉴定到 (Sonoda *et al.*, 2008)。上述 SC 通道突变在澳大利亚、中国、韩国、泰国、日本的小菜蛾种群和多个室内筛选品系中被广泛检测到 (Tsukahara *et al.*, 2003; Kwon *et al.*, 2004; Endersby *et al.*, 2011; Sonoda *et al.*, 2012)。值得一提的是, 我国科研人员发现小菜蛾 SC 通道 F1845Y 和 V1848I 突变与 SCBIs 类药剂抗药性相关, 是首次在非哺乳动物中鉴定出 SCBIs 潜在结合位点 (Wang *et al.*, 2016c), 其在受体水平可显著减弱相关 SCBIs 和 LAs 诱导的钠电流 (Jiang *et al.*, 2015)。该研究为其他节肢动物钠离子通道阻断类杀虫剂结合位点的研究提供了重要参考。(iv) 谷氨酸门控氯离子通道 (Glutamate-gated chloride channel, GluCl) 仅在无脊柱动物中存在, 是阿维菌素类药剂的主要作用靶标。直至 2000 年, 该基因突变导致节肢动物抗药性产生的研究才有实质性进展, 即 DmGluCl 基因 P299S 突变参与果蝇伊维菌素抗药性、TuGluCl 基因 G314D、G326E 突变导致二斑叶螨阿维菌素抗药性 (Kane *et al.*, 2000; Kwon *et al.*, 2010; Dermauw *et al.*, 2012)。我国学者首先在小菜蛾阿维菌素高抗材料 TH-Abm 中检测到 PxGluCl 基因 A309V 突变与抗药性遗传连锁, 推测该基因突变对种群贡献约

10 倍抗药性 (Wang *et al.*, 2016b)。随后, 通过爪蟾卵母细胞表达系统和电生理记录, 明确了 A309V 突变使通道在受体水平对阿维菌素敏感性降低了 4.8 倍 (Wang *et al.*, 2017)。(v) 烟碱型乙酰胆碱受体 (Nicotinic acetylcholine receptor, nAChR) 是新烟碱类和多杀菌素类药剂靶向基因。Baxter 等 (2010) 在多杀菌素极高抗品系 (抗药性约 18 600 倍) 中发现抗药性小菜蛾 PxnAChR α 6 亚基存在错误剪接, 多种突变引起蛋白翻译提前终止的转录本被检测到 (Rinkevich *et al.*, 2010)。国内团队在小菜蛾多杀菌素抗药性材料 SZ-SpinR 中发现 TM4 缺失 IIA 氨基酸与抗药性连锁, 并通过电生理实验证实 H α 7 基因的同源缺失突变体不能被乙酰胆碱激活, 且与 [3H]- α BTX 特异性结合显著减弱 (Wang *et al.*, 2016a), 目前, 针对这一区域利用 CRISPR/Cas9 技术开展的活体功能验证也取得进展 (未发表数据)。

(vi) 鱼尼丁受体 (Ryanodine receptor, RyR) 属于胞内钙离子释放通道, 为新型二酰胺类药剂的靶基因。Trocza 及其同事在泰国和菲律宾的抗药性小菜蛾种群中检测到 G4946E 突变, 认为其可能参与田间高抗药性演化, 并通过 Sf9 体外表达研究证实二酰胺类活性成分对 G4946E 突变体的毒力显著降低, 说明该突变改变了鱼尼丁受体与二酰胺类药剂的结合 (Trocza *et al.*, 2012, 2015)。我国学者在云南采集的种群中筛查到新的突变位点 E1338D、Q4594L 和 I4790M, 借助荧光配体结合实验证实含多个突变的小菜蛾 RyR 与氯虫苯甲酰胺的亲合力显著减弱 (Guo *et al.*, 2014)。(vii) Bt 毒素受体, Bt 杀虫毒素的作用机制比较复杂, 受体较多且在不同物种中存在一定差异性。利用放射性配基结合实验发现小菜蛾抗药性品系 SZBT 的 BBMV 缺失 Cry1Ac 结合位点是导致抗药性的主要原因 (Gong *et al.*, 2010), 但在其它害虫中发现的 Bt 受体 (如钙粘蛋白、氨肽酶等) 没有直接参与小菜蛾对 Cry1A 毒素的抗药性进化 (Baxter *et al.*, 2005, 2008)。随后, Baxter 等 (2011) 利用遗传作图技术将转运蛋白 ABCC2 定位于小菜蛾 Bt Cry 毒素抗药性基因座, 进一步分析发现抗药性品系的该基因第

20 号外显子缺失 30-bp 碱基导致 TM12 被移除, 导致不完整的 ATP 结合环丧失正常生理功能。该报道为小菜蛾 Bt Cry 毒素抗药性研究开启了新篇章。国内学者综合运用生物化学、分子生物学和细胞学实验, 明确了小菜蛾对 Bt 的高抗药性是由 BtR-1 抗药性基因座内一个丝裂原活化蛋白激酶 (MAPK) 信号途径关键基因 (MAP4K4) 反式调控多个 Bt 杀虫蛋白受体基因 (ALP、ABCC2、ABCC3) 导致其表达量下调, 从而对 Bt 杀虫蛋白产生高抗药性 (Guo *et al.*, 2015), 最近, 该团队又通过基因编辑手段证实 ABCC2、ABCC3 参与小菜蛾 Cry1Ac 抗药性 (Guo *et al.*, 2019), 研究结果对开发早期的 Bt 抗药性分子检测技术, 针对性制定 Bt 抗药性治理策略具有重要的理论与实践意义。此外, 随着组学研究技术的发展, lncRNAs 和 microRNAs 参与小菜蛾抗药性的研究也取得较多进展 (Li *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2017; Vaschetto and Beccacece, 2019)。

纵观小菜蛾的抗药性机理研究历程, 经历了由跟踪研究到率先发现部分杀虫剂作用靶点的转变, 研究技术也由靶基因筛查升级为运用多种技术手段挖掘抗药性因子。当前, 小菜蛾抗药性机理的研究正处于攻坚克难的阶段, 工作重点或为探究并解析抗药性表型和潜在抗药性基因的因果关系, 全基因组抗药性基因定位和反向遗传操纵的基因功能研究将普遍开展。

7 抗药性治理对策

近年来, 我国学者根据小菜蛾主要发生区的种植结构、气候条件、用药习惯等具体情况, 将害虫防治、作物布局与生产模式综合考虑, 生物防治、行为调控和药剂防治有机融合, 创新性的提出并实践应用小菜蛾抗药性的“区域治理”技术体系。主要包括农业措施结合科学用药的区域治理技术体系、以生物防治为主的区域治理技术体系、以行为调控为主的区域治理防控技术和基于抗药性监测的区域治理防控技术体系, 相关内容在公益性行业 (农业) 科研专项“十字花科小菜蛾综合防控技术研究与示范推广”研究进展 (冯夏等, 2011; 李振宇等, 2016) 中详细报

道, 本文不再赘述。

8 展望

小菜蛾在未来相当长的一段时间内仍然是十字花科作物的最重要的害虫之一, 治理上必须坚持“预防为主, 综合治理”的策略。在监测预警方面, 融入地理信息系统、大数据和云计算等现代信息技术, 将朝着更快、更早、更精确化的方向发展; 在防治方面, 基因编辑技术、转基因技术、纳米材料和药物分子设计等现代生物化学技术将为植保新产品的研发提供有力保障, 同时, 积极探索适合规模化、机械化及智能化的现代农业模式, 农业措施上, 休耕、轮作及间作套作的应用更合理优化; 注重成虫的捕杀诱杀及防虫网的阻隔; 微生物药剂及 Bt 工程菌结合昆虫天敌得到更广泛的应用; 研发出更好的高效安全新型药剂, 抗性治理上有更快、更准和操作更简便的抗药性检测方法; 有更多更安全的高效药剂应用于生产, 精准, 靶标导向用药广泛使用, 十字花科作物的安全生产将得到有效保障!

参考文献 (References)

- Abro GH, Dybas RA, Green AS, Wright DJ, 1988. Toxicity of avermectin B1 against a susceptible laboratory strain and an insecticide-resistant strain of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 81(6): 1575–1580.
- Ankersmit GW, 1953. Ddt-resistance in *Plutella maculipennis* (curt.) (lep.) in Java. *Bulletin of Entomological Research*, 44(3): 421–425.
- Baek JH, Kim JI, Lee DW, Chung BK, Miyata T, Lee SH, 2005. Identification and characterization of ace1-type acetylcholine esterase likely associated with organophosphate resistance in *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 81(3): 164–175.
- Baxter SW, Badenes-pérez FR, Morrison A, Vogel H, Crickmore N, Kain W, Wang P, Heckel DG, Jiggins CD, 2011. Parallel evolution of *Bacillus thuringiensis* toxin resistance in lepidoptera. *Genetics*, 189(2): 675–679.
- 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 Genetics*, 6(1): e1000802.

- Baxter SW, Zhao JZ, Shelton AM, Vogel H, Heckel DG, 2008. Genetic mapping of Bt-toxin binding proteins in a Cry1A-toxin resistant strain of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(2): 125–135.
- Baxter SW, Zhao JZ, Gahan LJ, Shelton AM, Tabashnik BE, Heckel DG, 2005. Novel genetic basis of field-evolved resistance to Bt toxins in *Plutella xylostella*. *Insect Molecular Biology*, 14(3): 327–334.
- Cai X, Hao ZP, Shi ZH, Chen XX, 2006. The effect of host age on biological characteristics of *Diadegma semiclausu*. *Chinese Journal of Biological Control*, 22(2): 92–95. [蔡霞, 郝仲萍, 施祖华, 陈学新, 2006. 寄主龄期对半闭弯尾姬蜂生物学特性的影响. 中国生物防治, 22(2): 92–95.]
- Chang XL, Yuan YD, Zhang TS, Teng HY, Wang DS, 2017. Research progress of the biological characteristics and control of the diamondback moth (*Plutella xylostella*). *Acta Agriculturae Shanghai*, 33(5): 145–150. [常晓丽, 袁永达, 张天澍, 滕海媛, 王冬生, 2017. 小菜蛾生物学特性及防治研究进展. 上海农业学报, 33(5): 145–150.]
- Chang XQ, Ma CS, Zhang S, Lü L, 2012. Thermal tolerance of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23(3): 772–778. [常向前, 马春森, 张舒, 吕亮, 2012. 小菜蛾的耐热性. 应用生态学报, 23(3): 772–778.]
- Chen E, 2016. Evaluation and field application technology of WP and MDP of *Acremonium hansfordii*. Master dissertation. Lanzhou: Gansu Agricultural University. [陈娥, 2016. 顶孢霉可湿性粉剂和微粉剂的药效评价及田间应用技术研究. 兰州: 甘肃农业大学.]
- Chen FS, Zhang HM, Wang Y, Chen ZQ, 2018. Research progress and application prospect of *Diadegma semiclausum* in Yunnan province. *Yunnan Agricultural Science and Technology*, (S1): 21–24. [陈福寿, 张红梅, 王燕, 陈宗麒, 2018. 半闭弯尾姬蜂在云南省的研究进展及应用前景. 云南农业科技, (S1): 21–24.]
- Chen JS, Sun CN, 1986. Resistance of diamondback moth (Lepidoptera, Plutellidae) to a combination of fenvalerate and piperonyl butoxide. *Journal of Economic Entomology*, 79(1): 22–30.
- Chen KW, Huang SS, He YR, 2006. Natural protection and augment of *Trichogramma* population for controlling *Plutella xylostella*. *Journal of South China Agricultural University*, 27(2): 35–38. [陈科伟, 黄寿山, 何余容, 2006. 控制小菜蛾的赤眼蜂田间种群保护与增殖研究. 华南农业大学学报, 27(2): 35–38.]
- Chen Q, Chen JQ, Jiang Y, Qiu GH, Qin WJ, Chen HF, Huang SJ, Qin HG, 2015. Antibiotic resistance monitoring in the field of *Plutella xylostella* in Jiangxi Province. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 43(6): 113–116. [陈琼, 陈洁琼, 江瑛, 邱高辉, 秦文婧, 陈洪凡, 黄水金, 秦厚国, 2015. 江西省小菜蛾田间种群的抗药性监测. 江苏农业科学, 43(6): 113–116.]
- Chen XL, Huang JD, 2005. Drug resistance monitoring and comprehensive management of *Plutella xylostella* in Guangdong Province. *China Plant Protection*, (12): 37–38. [陈喜芳, 黄军定, 2005. 广东省蔬菜小菜蛾抗药性监测与综合治理情况. 中国植保导刊, (12): 37–38.]
- Chen YQ, Sun YQ, 1990. Study on resistance and biochemical mechanism of *Plutella xylostella*. The 40th Anniversary of the Beijing Insect Society. Beijing: 56–56. [陈言群, 孙耘芹, 1990. 小菜蛾抗药性及其生化机制研究. 北京昆虫学会成立四十年学术讨论会. 北京: 56–56.]
- Chen YZ, Zhang DY, Zhang Y, Xu DY, 2004. Study on the main natural enemies of *Plutella xylostella* and praying functions. *Journal of Henan Vocation-Technical Teachers College*, 32(3): 32–34. [陈元洲, 张大友, 张亚, 徐殿云, 2004. 小菜蛾主要捕食性天敌种类及捕食功能研究. 河南职业技术学院学报, 32(3): 32–34.]
- Chen ZF, Xiang YP, Zhou CA, 1998. Preliminary investigation on field population resistance of *Plutella xylostella* in Changsha. *Hunan Agricultural Science*, (5): 42–43. [陈章发, 向延平, 周程爱, 1998. 长沙地区小菜蛾田间种群抗性初查. 湖南农业科学, (5): 42–43.]
- Chen ZH, Cheng LG, 2000. Current status and prospects of resistance research of *Plutella xylostella*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 37(2): 103–107. [陈之浩, 程罗根, 2000. 小菜蛾抗药性研究的现状及展望. 应用昆虫学报, 37(2): 103–107.]
- Chen ZH, Liu CX, Li FL, Han ZJ, 1994. Resistance monitoring, cross-resistance determination and chemical control of *Plutella xylostella* to insecticidal. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, (3): 68–74. [陈之浩, 刘传秀, 李凤良, 韩招久, 1994. 小菜蛾对杀虫双的抗药性监测、交互抗性测定及药剂防治研究. 西南农业学报, (3): 68–74.]
- Chen ZQ, Chen AD, Miao S, Luo KJ, Liang Y, 2001. Progress in the research of parasitoids species of *Plutella xylostella* (L.) and their introduction and utilization in China. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 16(4): 308–312. [陈宗麒, 谌爱东, 缪森, 罗开珺, 梁谊, 2001. 小菜蛾寄生性天敌研究及引进利用进展. 云南农业大学学报, 16(4): 308–312.]
- Chen ZQ, Miao S, Yang CX, Luo KJ, Chen AD, Mu WD, 2003. Introduction of a larval parasitoid *Diadegma semiclausum* Hellen and evaluation of its potency of controlling *Plutella xylostella* L. *Journal of Plant Protection*, 29(1): 22–24. [陈宗麒, 缪森, 杨翠仙, 罗开珺, 谌爱东, 沐卫东, 2003. 小菜蛾弯尾姬蜂引进及

- 其控害潜能评价. 植物保护, 29(1): 22–24.]
- Cheng LG, Li FL, Chen ZH, Wang YZ, 1998. Biochemical genetic study on resistance of *Plutella xylostella* to chlorpyrifos. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 21(3): 36–40. [程罗根, 李凤良, 王荫长, 陈之浩, 1998. 小菜蛾对杀螟丹抗药性的生化遗传研究. 南京农业大学学报, 21(3): 36–40.]
- Cheng LG, Li FL, Chen ZH, Wang YZ, 1999. Resistance of *Plutella xylostella* to insecticidal and chlorpyrifos and epoxidation activity of Aldrin. *Journal of Nanjing Normal University (Natural Science Edition)*, 22(2): 78–82. [程罗根, 李凤良, 陈之浩, 王荫长, 1999. 小菜蛾对杀虫双和杀螟丹抗性艾氏剂环氧化活性. 南京师大学报: 自然科学版, 22(2): 78–82.]
- Chisholm MD, Underhill EW, Steck WF, 1979. Field trapping of the diamondback moth *Plutella xylostella* using synthetic sex attractants 12. *Environmental Entomology*, 8(3): 516–518.
- Chow Y, Chiu S, Chien C, 1974. Demonstration of a sex pheromone of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 67(3): 510–512.
- Chow YM, Lin YM, Hsu CL, 1977. Sex pheromone of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *World Vegetables*, 16(2): 99–105.
- Chung BK, Cho DJ, Shin WK, Park CG, 1989. Influence of temperature on the development fecundity and longevity of diamondback moth, *Plutella xylostella* L. *The Research Reports of the Rural Development Administration-Crop Protection*, 31(4): 30–37.
- Cui QQ, 2013. Construction of genetic engineering *Metarhizium anisopiae* for *Plutella xylostella* control. Master dissertation. Beijing: Agricultural Academe of China. [崔倩倩, 2013. 防治小菜蛾高效绿僵菌工程菌的构建. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Deng JY, Jiang YP, Wang ZG, Jiang JX, Du JW, 2007. Field behavioral responses of male diamondback moth, *Plutella xylostella* to different components, ratios and dosages of synthetic sex attractant in China. *Journal of Zhejiang University*, 33(5): 514–518. [邓建宇, 蒋耀培, 汪祖国, 蒋杰贤, 杜家纬, 2007. 小菜蛾雄蛾对不同组分、比例和剂量的人工合成引诱剂的田间反应. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 33(5): 514–518.]
- Dermauw W, Ilias A, Riga M, Tsagkarakou A, Grbic M, Tirry L, Van Leeuwen T, Vontas J, 2012. The cys-loop ligand-gated ion channel gene family of *Tetranychus urticae*: Implications for acaricide toxicology and a novel mutation associated with abamectin resistance. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 42(7): 455–465.
- Endersby NM, Viduka K, Baxter SW, Saw J, Heckel DG, McKechnie SW, 2011. Widespread pyrethroid resistance in Australian diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), is related to multiple mutations in the para sodium channel gene. *Bulletin of Entomological Research*. 101(4): 393–405.
- Feng X, Shuai YY, Chen HY, 1995. A study on resistance of diamondback moth to *Bacillus thuringiensis* and its integrated management. National Symposium on Biological Control. Beijing. 187–187. [冯夏, 帅应垣, 陈焕瑜, 1995. 小菜蛾对 Bt 的抗药性及其治理技术研究. 全国生物防治学术讨论会. 北京. 187–187.]
- 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.]
- Furlong MJ, Wright DJ, Dosdall LM, 2013. Diamondback moth ecology and management: Problems, progress, and prospects. *Annual Review of Entomology*, 58: 517–541.
- Gao X, Yang JQ, Xu BY, Xie W, Wang SL, Zhang YJ, Yang FS, Wu QJ, 2016. Identification and characterization of the gene CYP340W1 from *Plutella xylostella* and its possible involvement in resistance to abamectin. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(3): 274.
- Gong YJ, Wang CL, Yang YH, Wu SW, Wu YD, 2010. Characterization of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ac in *Plutella xylostella* from China. *Journal of Invertebrate Pathology*, 104(2): 90–96.
- 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: 6924.
- Guo Z, Kang S, Chen D, Wu Q, Wang S, Xie W, Zhu X, Baxter SW, Zhou X, Jurat-Fuentes JL, Zhang Y, 2015. MAPK signaling pathway alters expression of midgut ALP and ABCC genes and causes resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac toxin in diamondback moth. *PLoS Genetics*, 11: e1005124.
- Guo ZJ, Sun D, Kang S, Zhou JL, Gong LJ, Qin JY, Guo L, Zhu LH, Bai Y, Luo L, Zhang YJ, 2019. CRISPR/Cas9-mediated knockout of both the PxABCC2 and PxABCC3 genes confers high-level resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac toxin in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 107: 31–38.
- Harcourt DG, 1963. Major mortality factors in the population

- dynamics of the diamondback moth, *Plutella maculipennis* (Curt.) (Lepidoptera: Plutellidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 95(S32): 55–66.
- Hardy EJ, 1938. *Plutella maculipennis*, Curt., its natural and biological control in England. *Bulletin of Entomological Research*, 29(4): 343.
- Head G, Hoy CW, Hall FR, 1995. Influence of permethrin droplets on movement of larval *Plutella xylostella* (Lepidoptera, Plutellidae). *Pesticide Science*, 45(3): 271–278.
- Hu HJ, Liang GW, Zhang WQ, 1998. Preliminary study on the spatial pattern of adults of *Plutella xylostella* under the action of sexual attractants. *Natural Enemies of Insects*, 20(1): 20–24. [胡慧建, 梁广文, 张维球, 1998. 性诱剂作用下小菜蛾成虫空间图式的初步研究. 昆虫天敌, 20(1): 20–24.]
- Hu JF, 2007. Study on the resistance mechanism of *Plutella xylostella* to avermectin. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [胡进锋, 2007. 小菜蛾对阿维菌素抗性机理的研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Hu ZD, 2016. Study on resistance and detoxification mechanism of diamondback moth, *Plutella xylostella* L. to chlorantraniliprole. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [胡珍娣, 2016. 博士学位论文. 小菜蛾对氯虫苯甲酰胺的抗性及其解毒机理研究. 北京: 中国农业大学.]
- Hu Z, Lin Q, Chen H, Li Z, Yin F, Feng X, 2014. Identification of a novel cytochrome P450 gene, CYP321E1 from the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and RNA interference to evaluate its role in chlorantraniliprole resistance. *Bulletin of Entomological Research*, 104(6): 716–723.
- Huang B, 2005. Study about the resistance of different areas's diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) in Fujian province. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [黄斌, 2005. 福建省不同地区小菜蛾的抗性研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Huang J, Wu WJ, 2006. Sensitivity to new insecticides of *Plutella xylostella* populations in the yangling area. *Agrochemicals*, (2): 137–138, 141. [黄剑, 吴文君, 2006. 杨凌地区田间小菜蛾种群对新型杀虫剂的敏感性. 农药, (2): 137–138, 141.]
- IRAC, 2016. 50th IRAC international meeting. Dublin, April 5–8th.
- Jiang DX, Du YZ, Nomura Y, Wang XL, Wu YD, Zhorov BS, Dong K, 2015. Mutations in the transmembrane helix S6 of domain IV confer cockroach sodium channel resistance to sodium channel blocker insecticides and local anesthetics. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 66: 88–95.
- Joussen N, Agnolet S, Lorenz S, Schone SE, Ellinger R, Schneider B, Heckel DG, 2012. Resistance of Australian *Helicoverpa armigera* to fenvalerate is due to the chimeric P450 enzyme CYP337B3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(38): 15206–15211.
- Kane NS, Hirschberg B, Qian S, Hunt D, Thomas B, Brochu R, Ludmerer SW, Zheng Y, Smith M, Arena JP, Cohen CJ, Schmatz D, Warmke J, Cully DF, 2000. Drug-resistant *Drosophila* indicate glutamate-gated chloride channels are targets for the antiparasitics nodulisporic acid and ivermectin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(25): 13949–13954.
- Kfir R, 1998. Origin of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 91(2): 164–167.
- Kim W, Lee D, Choi J, Kim A, Han S, Park K, Choi J, Kim J, Choi Y, Lee SH, Koh YH, 2011. Pharmacogenetic regulation of acetylcholinesterase activity in *Drosophila* reveals the regulatory mechanisms of AChE inhibitors in synaptic plasticity. *Neurochemical Research*, 36(5): 879–893.
- Koshihara T, Yamada H, 1980. Attractant activity of the female sex pheromone of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), and analogue. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 24(1): 6–12.
- Koshihara T, Yamada H, Tamaki Y, Ando T, 1978. Field attractiveness of the synthetic sex-pheromone of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Applied Entomology and Zoology*, 13(2): 138–141.
- Kwon DH, Choi BR, Park HM, Lee SH, Miyata T, Clark JM, Lee SH, 2004. Knockdown resistance allele frequency in field populations of *Plutella xylostella* in Korea. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 80(1): 21–30.
- Kwon DH, Yoon KS, Clark JM, Lee SH, 2010. A point mutation in a glutamate-gated chloride channel confers abamectin resistance in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch. *Insect Molecular Biology*, 19(4): 583–591.
- Lee DW, Choi JY, Kim WT, Je YH, Song JT, Chung BK, Boo KS, Koh YH, 2007. Mutations of acetylcholinesterase1 contribute to prothiofos-resistance in *Plutella xylostella* (L.). *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 353(3): 591–597.
- Lee ST, Chu YI, Talekar NS, 1995. The mating behavior of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Chinese Journal of Entomology*, 15: 81–89.
- Li AG, Yang YH, Wu SW, Li C, Wu YD, 2006. Investigation of resistance mechanisms to fipronil in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 99(3): 914–919.
- Li H, Miao Y, Ma X, Huang K, Li BB, 2015. Spatial and temporal niches of the diamondback moth *Plutella xylostella* and major

- predatory enemies in spring cabbage fields. *Journal of Plant Protection*, 41(6): 88–91, 97. [李辉, 缪勇, 马鑫, 黄凯, 李宾宾, 2015. 春甘蓝田小菜蛾及主要捕食性天敌时空生态位. 植物保护, 41(6): 88–91, 97.]
- Li TW, Gao XW, Zheng BZ, Xu XL, 2000. Study on resistance selection by avermectins and its effect on activities of detoxification enzymes in *Plutella xylostella* (L.). *Acta Entomologica Sinica*, 43 (Suppl.): 38–43. [李腾武, 高希武, 郑炳宗, 许向丽, 2000. 阿维菌素对小菜蛾的抗性选育及其对解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 43(增刊): 38–43.]
- Li XC, Wang YZ, 1997. *Agricultural Pest Resistance Question and Answer*. Beijing: China Agriculture Press. 21–47. [李显春, 王荫长, 1997. 农业病虫抗药性问答. 北京: 中国农业出版社. 21–47.]
- Li X, Bai SF, 2004. Ultrastructural studies on the antennal sensilla of *Diadegma semiclausum* Hellen (Hym., Ichneumonidae). *Journal of Henan Agricultural University*, 38 (1): 45–48. [李欣, 白素芬, 2004. 半闭弯尾姬蜂触角感觉器的超微结构研究. 河南农业大学学报, 38 (1): 45–48.]
- Li X, Guo L, Zhou X, Gao X, Liang P, 2015. miRNAs regulated overexpression of ryanodine receptor is involved in chlorantraniliprole resistance in *Plutella xylostella* (L.). *Scientific Reports*, 5: 14095.
- Li X, Liu SS, Wang D, 2002. Effects of host plant on the host-selection behavior of *Diadegma semiclausum*. *Chinese Journal of Biological Control*, 18 (4): 145–148. [李欣, 刘树生, 王栋, 2002. 寄主植物对半闭弯尾姬蜂寄主选择行为的影响. 中国生物防治, 18(4): 145–148.]
- Li XW, 2013. Effects of colony-dependent diamondback moth *Plutella xylostella* on the biology and fitness of *Oomyzus sokolowskii*. Master dissertation. Yanglin: Northwest Agricultural and Forestry University. [李先伟, 2013. 不同寄主饲养的小菜蛾对菜蛾啮小蜂生物学和适应性的影响. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Li XX, Li R, Zhu B, Gao XW, Liang P, 2018. Overexpression of cytochrome P450 CYP6BG1 may contribute to chlorantraniliprole resistance in *Plutella xylostella* (L.). *Pest Management Science*, 74(6): 1386–1393.
- Li XX, Shan CY, Li F, Liang P, Smagghe G, Gao XW, 2019. Transcription factor FTZ-F1 and cis-acting elements mediate expression of CYP6BG1 conferring resistance to chlorantraniliprole in *Plutella xylostella*. *Pest Management Science*, 75(4): 1172–1180.
- Li ZY, Chen HY, Bao HL, Hu ZD, Yin F, Lin QS, Zhou XM, Wu QJ, Chen AD, Wu YD, Hou YM, He YR, Li JH, Xie SH, Zhang JM, Fu W, Ma CS, Feng X, 2016. Progress in research on managing regional pesticide resistance in the diamondback moth in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(2): 247–255. [李振宇, 陈焕瑜, 包华理, 胡珍娣, 尹飞, 林庆胜, 周小毛, 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, 冯夏, 2016a. 小菜蛾区域性抗药性治理技术研究——公益性行业(农业)科研专项“十字花科小菜蛾综合防控技术研究与示范推广”研究进展. 应用昆虫学报, 53(2): 247–255.]
- Li ZY, Feng X, You MS, Liu SS, Furlong MJ, 2016. Biology, ecology and management of the diamondback moth in China. *Annual Review of Entomology*, 61: 277–296.
- Liang P, Gao XW, Zheng BZ, Dai HB, 2001. Study on resistance mechanisms and cross-resistance of abamectin in diamondback moth *Plutella oxylostella* (L.). *Chinese Journal of Pesticide Science*, 3(1): 41–45. [梁沛, 高希武, 郑炳宗, 戴洪波, 2001. 小菜蛾对阿维菌素的抗性机制及交互抗性研究. 农药学学报, 3(1): 41–45.]
- Lim GS, 1990. Integrated pest management of diamondback moth: Practical realities. *The Management of Diamondback Moth and Other Crucifer Pests*, 2: 565–576.
- Lin QS, Feng X, Hu ZD, Yin F, Bao HL, Li ZY, Mo Y, Chen HY, 2014. The sensitivity baseline and current insecticide resistance of *Plutella xylostella* to cyantraniliprole. *Guangdong Agricultural Sciences*, 41(15): 76–78. [林庆胜, 冯夏, 胡珍娣, 尹飞, 包华理, 李振宇, 莫严, 陈焕瑜, 2014. 小菜蛾对溴氰虫酰胺的敏感基线及抗药性现状. 广东农业科学, 41(15): 76–78.]
- Liu G, 2014. Rational blending of sex pheromones and plant volatiles in *Plutella xylostella* can reduce the cost of sexual attractants. *The Information of Pesticide Market*, (3): 41. [刘刚, 2014. 小菜蛾性信息素与植物挥发性物质合理混配可以降低性诱剂成本. 农药市场信息, (3): 41.]
- Liu MY, Chen JS, Sun CN, 1984. Synergism of pyrethroids by several compounds larvae of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 77(4): 851–856.
- Liu SS, Chen FZ, Zalucki MP, 2002. Development and survival of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) at constant and alternating temperatures. *Environmental Entomology*, 31(2): 221–231.
- Liu SS, Wang XG, Guo S, He J, Shi ZH, 2000. Seasonal abundance of the parasitoid complex associated with the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) in Hangzhou, China. *Bulletin of Entomological Research*, 90(3): 221–231.
- Long LP, Cai JH, Tang WW, Qin JL, 2006. Investigation on resistance of diamondback moth to chlorfluazuron in Guangxi. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 25(3): 241–244. [龙丽萍, 蔡健和, 唐文伟, 覃建林, 2006. 广西小菜蛾对啶虫隆的抗药性监测. 华中农业大学学报, 25(3): 241–244.]

- Lü LH, He YR, Wu YJ, Feng X, Chen HY, 2007. The time-dose-mortality model of a *Paecilomyces fumosoroseus* isolate on the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Acta Entomologica Sinica*, 50(6): 567–573. [吕利华, 何余容, 武亚敬, 冯夏, 陈焕瑜, 2007. 玫烟色拟青霉对小菜蛾致病力的时间-剂量-死亡率模型模拟. *昆虫学报*, 50(6): 567–573.]
- Lu YR, Ji CM, Zhang CM, Liu HA, Su JK, Bai HS, 2006. Study on resistance monitoring of *Plutella xylostella*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 4: 706–706. [陆玉荣, 吉春明, 张春梅, 刘怀阿, 苏建坤, 白和盛, 2006. 小菜蛾抗药性监测研究. *安徽农业科学*, 4: 706–706.]
- Ma CS, Chen RL, 1991. The study on overwintering and migration of *Plutella xylostella*. Beijing: 1st Academic Symposium of Plant Protection. Beijing: China Science and Technology Press. 294–300. [马春森, 陈瑞鹿, 1991. 小菜蛾(*Plutella xylostella*)越冬与迁飞问题的研究. 首届植保中青年工作者学术讨论会论文集. 北京: 中国科学技术出版社. 294–300.]
- Ma CS, Chen RL, 1995. Population dynamics and generation differentiating of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. in Gong zhuling. *Journal of Jilin Agricultural University*, 17(2): 27–31. [马春森, 陈瑞鹿, 1995. 公主岭地区小菜蛾发生动态和世代研究. *吉林农业大学学报*, 17(2): 27–31.]
- Ma CS, Ma G, Yang HP, 2010. Overwintering of the diamondback moth, *Plutella xylostella* in temperate countries. *Acta Ecologica Sinica*, 30(13): 256–264. [马春森, 马罡, 杨和平, 2010. 小菜蛾在温带地区越冬研究进展. *生态学报*, 30(13): 256–264.]
- Mitsuno H, Sakurai T, Murai M, Yasuda T, Kugimiya S, Ozawa R, Toyohara H, Takabayashi J, Miyoshi H, Nishioka T, 2008. Identification of receptors of main sex-pheromone components of three Lepidopteran species. *European Journal of Neuroscience*, 28(5): 893–902.
- Nguyen C, Bahar MH, Baker G, Andrew NR, 2014. Thermal tolerance limits of diamondback moth in ramping and plunging assays. *PLoS ONE*, 9(1): e87535.
- Pan J, Chen XX, 2003. A comparative ultrastructure of the venom apparatus from two species of parasitic wasps (Hymenoptera) of *Plutella xylostella* (Lepidoptera). *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 22(4): 298–303. [潘健, 陈学新, 2003. 两种小菜蛾寄生蜂毒液器官超微结构的比较. *电子显微学报*, 22(4): 298–303.]
- Pu X, Yang Y, Wu S, Wu Y, 2010. Characterisation of abamectin resistance in a field-evolved multiresistant population of *Plutella xylostella*. *Pest Management Science*, 66(4): 371–378.
- Puinean AM, Foster SP, Oliphant L, Denholm I, Field LM, Millar NS, Williamson MS, Bass C, 2010. Amplification of a cytochrome P450 gene is associated with resistance to neonicotinoid insecticides in the aphid *Myzus persicae*. *PLoS Genetics*, 6(6): e1000999.
- Qian L, Cao GC, Song JX, Yin Q, Han ZJ, 2008. Biochemical mechanisms conferring cross-resistance between tebufenozide and abamectin in *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 91(3): 175–179.
- Ren CJ, Han YF, Zhang YW, Zhang TR, Wang X, 2014. Lethal effect of *Isaria catenianulata* fermentation broth and mycelia extract on *Plutella xylostella*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 27(4): 1518–1521. [任翠娟, 韩燕峰, 张延威, 张同睿, 汪雄, 2014. 环链棒束孢菌株发酵液与菌丝提取物对小菜蛾的致死作用. *西南农业学报*, 27(4): 1518–1521.]
- Rinkevich FD, Chen M, Shelton AM, Scott JG, 2010. Transcripts of the nicotinic acetylcholine receptor subunit gene Pxyla6 with premature stop codons are associated with spinosad resistance in diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Invertebrate Neuroscience*, 10(1): 25–33.
- Sarfraz M, Dosdall LM, Keddie BA, 2005. Evidence for behavioural resistance by the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Journal of Applied Entomology*, 129(6): 340–341.
- Schuler TH, Martinez-Torres D, Thompson AJ, Denholm I, Devonshire AL, Duce IR, Williamson MS, 1998. Toxicological, electrophysiological, and molecular characterisation of knockdown resistance to pyrethroid insecticides in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 59(3): 169–182.
- Shen JL, Wu YD, 1995. Resistance of Cotton Bollworm and its Treatment. Beijing: China Agricultural Press. 150–167. [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. 150–167.]
- Shi SQ, 1989. Toxicity determination of several common pesticides against *Plutella xylostella* L. *Tibet Journal of Agricultural Sciences*, (1): 26–29. [石世清, 1989. 几种常见农药对拉萨小菜蛾的毒力测定. *西藏农业科技*, (1): 26–29.]
- Shi YC, Zheng JQ, Xu GT, Ma YJ, 2005. Development and application of *Plutella xylostella* trap. *China Vegetables*, 1(1): 55–56. [师迎春, 郑建秋, 徐公天, 马永军, 2005. 小菜蛾性诱捕器研制与应用. *中国蔬菜*, 1(1): 55–56.]
- Shi ZH, Li QB, Li X, Liu SS, 2003. Interspecific competition between two parasitoids *Diadegma semiclausum* and *Oomyzus sokolowskii* in *Plutella xylostella*. *Chinese Journal of Biological Control*, 19(3): 97–102. [施祖华, 李庆宝, 李欣, 刘树生, 2003. 弯尾姬蜂与菜蛾啮小蜂种间竞争关系研究. *中国生物防治*, 19(3): 97–102.]
- Shi ZH, Li QB, Li X, Liu SS, 2004. Interspecific competition

- between *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) and *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) in parasitizing *Plutella xylostella* larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 47(3): 342–348. [施祖华, 李庆宝, 李欣, 刘树生, 2004. 半闭弯尾姬蜂与菜蛾盘绒茧蜂寄生菜蛾幼虫时的种间竞争. 昆虫学报, 47(3): 342–348.]
- Sonoda S, Igaki C, Tsumuki H, 2008. Alternatively spliced sodium channel transcripts expressed in field strains of the diamondback moth. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(9): 883–890.
- Sonoda S, Shi XY, Song DL, Liang P, Gao XW, Zhang YJ, Li JH, Liu Y, Li M, Matsumura M, Sanada-Morimura S, Minakuchi C, Tanaka T, Miyata T, 2014. Duplication of acetylcholinesterase gene in diamondback moth strains with different sensitivities to acephate. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 48: 83–90.
- Sonoda S, Shi XY, Song DL, Zhang YJ, Li JH, Wu G, Liu Y, Li M, Liang P, Wari D, Matsumura M, Minakuchi C, Tanaka T, Miyata T, Gao XW, 2012. Frequencies of the M918I mutation in the sodium channel of the diamondback moth in China, Thailand and Japan and its association with pyrethroid resistance. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 102(2): 142–145.
- Sonoda S, Tsumuki H, 2005. Studies on glutathione *S*-transferase gene involved in chlorfluzuron resistance of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 82(1): 94–101.
- Sudderuddin K, 1978. Insecticide resistance in *Plutella xylostella* collected from the Cameron Highlands of Malaysia. *FAO Plant Protection Bulletin*, 26: 53–57.
- Sun MJ, Liu Y, Walker WB, Liu CC, Lin KJ, Zhang YJ, Zhou JJ, Wang GR, 2013a. Identification and characterization of pheromone receptors and interplay between receptors and pheromone binding proteins in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *PLoS ONE*, 8(4): e62098.
- Sun MJ, Liu Y, Wang GR, 2013b. Expression patterns and binding properties of three pheromone binding proteins in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Journal of Insect Physiology*, 59(1): 46–55.
- Talekar NS, Shelton AM, 1993. Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annual Review of Entomology*, 38: 275–301.
- Tamaki Y, Kawasaki K, Yamada H, Koshihara T, Osaki N, Ando T, Yoshida S, Kakinohana H, 1977. (z)-11-hexadecenal and (z)-11-hexadecenyl Acetate: Sex-pheromone components of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Applied Entomology and Zoology*, 12(2): 208–210.
- Tang LM, Li BT, Zhao FX, Xiong JM, 1998. Drug resistance monitoring of *Plutella xylostella* in Nanchang area. *Journal of Jiangxi Plant Protection*, (3): 1–3. [汤丽梅, 李保同, 赵凤霞, 熊件妹, 1998. 南昌地区小菜蛾的抗药性监测. 江西植保, (3): 1–3.]
- Tang ZH, Zhou CL, Wu SC, Zheng HZ, Shen HL, Gu YZ, 1992. Resistance of *Plutella xylostella* in Shanghai and the role of synergist. *Journal of Plant Protection*, 19(2): 179–185. [唐振华, 周成理, 吴世昌, 郑惠中, 沈惠良, 顾言真, 1992. 上海地区小菜蛾的抗药性及增效剂的作用. 植物保护学报, 19(2): 179–185.]
- Trocza B, Zimmer CT, Elias J, Schorn C, Bass C, Davies TGE, Field LM, Williamson MS, Slater R, Nauen R, 2012. Resistance to diamide insecticides in diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) is associated with a mutation in the membrane-spanning domain of the ryanodine receptor. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 42(11): 873–880.
- Trocza BJ, Williams AJ, Williamson MS, Field LM, Luemmen P, Davies TGE, 2015. Stable expression and functional characterisation of the diamondback moth ryanodine receptor G4946E variant conferring resistance to diamide insecticides. *Scientific Reports*, 5: 14680.
- Tsukahara Y, Sonoda S, Fujiwara Y, Nakasuiji F, Tsumuki H, 2003. Molecular analysis of the para-sodium channel gene in the pyrethroid-resistant diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Applied Entomology and Zoology*, 40(4): 23–29.
- Vaschetto LM, Beccacece HM, 2019. The emerging importance of noncoding RNAs in the insecticide tolerance, with special emphasis on *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Wiley Interdisciplinary Reviews-RNA*, 10(5): e1539.
- Vegetable Plant Protection Research Group, Institute of Horticulture, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, 1976a. The occurrence and integrated control of diamondback moth. *Science and Technology Bulletin*, (9): 25. [浙江省农科院园艺所蔬菜植保课题组, 1976a. 小菜蛾发生规律及综合防治. 科技简报, (9): 25.]
- Vegetable Plant Protection Research Group, Institute of Horticulture, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, 1976b. A preliminary study on the biology of *Plutella xylostella*. *Science and Technology Bulletin*, (11): 16–17. [浙江省农科院园艺所蔬菜植保课题组, 1976. 小菜蛾的生物学初步研究. 科技简报, (11): 16–17.]
- Wang J, Wang XL, Lansdell SJ, Zhang JH, Millar NS, Wu YD, 2016a. A three amino acid deletion in the transmembrane domain of the nicotinic acetylcholine receptor alpha 6 subunit confers high-level resistance to spinosad in *Plutella xylostella*. *Insect*

- Biochemistry and Molecular Biology*, 71: 29–36.
- Wang KX, Huang QW, Chen YB, He Y, Li MK, 2009. Study on the technique of attracting male moth by sex pheromone of *Plutella xylostella*. *China Plant Protection*, 29(12): 22–23. [王凯学, 黄庆文, 陈斌艳, 何燕, 黎美坤, 2009. 小菜蛾性信息素诱杀雄蛾技术研究. 中国植保导刊, 29(12): 22–23.]
- Wang SG, Jiang YY, 2007. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositors of *Cotesia plutellae* and *Diadegma semiclausum*, two parasitic wasps of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 32(2): 369–375. [王世贵, 蒋芸芸, 2007. 两种小菜蛾寄生蜂产卵器感器的形态和超微结构. 动物分类学报, 32(2): 369–375.]
- Wang WZ, Chen WP, Lv PJ, Tao FL, Wu WJ, 1991. Study on the control of *Plutella xylostella* population by sex pheromone. *Journal of Plant Protection*, 17(5): 7–8. [王维专, 陈伟平, 吕培均, 陶方玲, 吴伟坚, 1991. 性信息素对小菜蛾种群控制的研究. 植物保护, 17(5): 7–8.]
- Wang X, Wang R, Yang Y, Wu S, O'Reilly AO, Wu Y, 2016b. A point mutation in the glutamate-gated chloride channel of *Plutella xylostella* is associated with resistance to abamectin. *Insect Molecular Biology*, 25(2): 116–125.
- Wang XG, Liu SS, 1998. Bionomics of *Diadromus collaris* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a major pupal parasitoid of *Plutella xylostella*. *Acta Entomologica Sinica*, 41(4): 389–395. [汪信庚, 刘树生, 1998. 小菜蛾蛹主要天敌颈双缘姬蜂的生物学. 昆虫学报, 41(4): 389–395.]
- Wang XG, Liu SS, He JH, Guo SJ, 1998. Investigation on parasitoids of diamondback moth in the suburb areas of Hangzhou. *Journal of Plant Protection*, 25(1): 20–26. [汪信庚, 刘树生, 何俊华, 郭世俭, 1998. 杭州郊区小菜蛾寄生昆虫调查. 植物保护学报, 25(1): 20–26.]
- Wang XL, Khakame SK, Ye C, Yang YH, Wu YD, 2013. Characterisation of field-evolved resistance to chlorantraniliprole in the diamondback moth, *Plutella xylostella*, from China. *Pest Management Science*, 69(5): 661–665.
- Wang XL, Puinean AM, O'Reilly AO, Williamson MS, Smelt CLC, Millar NS, Wu YD, 2017. Mutations on M3 helix of *Plutella xylostella* glutamate-gated chloride channel confer unequal resistance to abamectin by two different mechanisms. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 86: 50–57.
- Wang XL, Su W, Zhang JH, Yang YH, Dong K, Wu YD, 2016c. Two novel sodium channel mutations associated with resistance to indoxacarb and metaflumizone in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Insect Science*, 23(1): 50–58.
- Wang XL, Wang J, Cao XW, Wang FL, Yang YH, Wu SW, Wu YD, 2019. Long-term monitoring and characterization of resistance to chlorfenapyr in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) from China. *Pest Management Science*, 75(3): 591–597.
- Wang XP, Fang YL, Zhang ZL, 2003. Research on diamondback moth sex pheromone and its applications. *Journal of Plant Protection*, 29(5): 5–9. [王香萍, 方宇凌, 张钟宁, 2003. 小菜蛾性信息素研究及应用进展. 植物保护, 29(5): 5–9.]
- Wang XP, Zhao L, Bao Y, 2008. Trapping effect of synthesis of plant volatiles on sexual revulsant from *Plutella xylostella*. *Hunan Agricultural Science*, (5): 101–103. [王香萍, 赵露, 鲍意, 2008. 合成植物挥发物对小菜蛾性诱剂诱捕效果影响的研究. 湖南农业科学, (5): 101–103.]
- Wu MX, You MS, 2002. Investigations on natural enemies of diamondback moth in the suburbs of Fuzhou. *Entomological Journal of East China*, 11(1): 25–28. [吴梅香, 尤民生, 2002. 福州郊区小菜蛾天敌种类调查. 华东昆虫学报, 11(1): 25–28.]
- Wu QJ, Xu BY, Zhu GR, Zhang YJ, 2005. Drug resistance monitoring of *Plutella xylostella* population in Yanqing county, Beijing. *China Vegetables*, (7): 25–26. [吴青君, 徐宝云, 朱国仁, 张友军, 2005. 京郊延庆县小菜蛾种群抗性监测. 中国蔬菜, (7): 25–26.]
- Wu QJ, Zhang WJ, Zhu GR, 2001. The occurrence and damage status of *Plutella xylostella*. *China Vegetables*, 1(5): 49–51. [吴青君, 张文吉, 朱国仁, 2001. 小菜蛾的发生为害特点及抗性现状. 中国蔬菜, 1(5): 49–51.]
- Wu SW, Yang YH, Yuan GR, Campbell PM, Teese MG, Russell RJ, Oakeshott JG, Wu YD, 2011. Overexpressed esterases in a fenvalerate resistant strain of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 41(1): 14–21.
- Xing K, Ma CS, Han JC, 2013. Evidence of long distance migration of diamondback moth (DBM) *Plutella xylostella*: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24(6): 1769–1776. [邢鲲, 马春森, 韩巨才, 2013. 小菜蛾远距离迁飞的证据研究综述. 应用生态学报, 24(6): 1769–1776.]
- Xing K, Zhao F, Han JC, Ma CS, 2015. Effects of temperature fluctuation on life history traits of different developmental stages of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(2): 160–168. [邢鲲, 赵飞, 韩巨才, 马春森, 2015. 昼夜变温幅度对小菜蛾不同发育阶段生活史性状的影响. 昆虫学报, 58(2): 160–168.]
- Xing K, Zhao F, Peng Y, Chang XQ, Ma CS, 2016. Typical migration pathways analysis of the diamondback moth *Plutella xylostella* in China in 2009. *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 896–902. [邢鲲, 赵飞, 彭宇, 常向前, 马春森, 2016. 2009 年

- 我国小菜蛾迁飞路径典型案例. 环境昆虫学报, 38(5): 896–902.]
- Xiong LG, Wu QJ, Wang SL, Xu BY, Zhu GR, Zhang YJ, 2010. Biological characteristic of overwintering in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Journal of Plant Protection*, 36(2): 90–93. [熊立钢, 吴青君, 王少丽, 徐宝云, 朱国仁, 张友军, 2010. 小菜蛾越冬生物学特性研究. 植物保护, 36(2): 90–93.]
- Xu J, 2017. Study on parasitic selection and adaptability of six species of *Trichogramma* to main agricultural pests. Master dissertation. Jilin: Jilin Agricultural University. [许晶, 2017. 六种赤眼蜂对主要农业害虫的寄生选择及适应性研究. 硕士学位论文. 吉林: 吉林农业大学.]
- Xu XL, Han LJ, Gu ZY, 2000. Resistance of *Plutella xylostella* in the main vegetable area of Jiangsu province. *Jiangsu Agricultural Sciences*, (2): 50–52. [许小龙, 韩丽娟, 顾中言, 2000. 江苏主要菜区小菜蛾的抗性. 江苏农业科学, (2): 50–52.]
- Yang JQ, Tian LX, Xu BY, Xie W, Wang SL, Zhang YJ, Wang XJ, Wu QJ, 2015. Insight into the seasonal migration routes of *Plutella xylostella* in China using mtCOI and ISSR markers. *PLoS ONE*, 10(6): e0130905.
- Yan YC, Qiano CL, Qian CF, 1997. Advances in research on resistance of *Plutella xylostella*. *Entological Knowledge*, 34(5): 310–314. [闫艳春, 乔传令, 钱传范, 1997. 菜蛾抗药性研究进展. 昆虫知识, 34(5): 310–314.]
- Yin CQ, 1988. Application of *Plutella xylostella* sex agent in measuring and reporting. *China Vegetables*, 1(2): 40–41. [尹长清, 1988. 小菜蛾性诱剂在测报上的应用. 中国蔬菜, 1(2): 40–41.]
- Yin CY, Wang R, Luo C, Zhao K, Wu QY, Wang ZY, Yang GF, 2019. Monitoring, cross-resistance, inheritance, and synergism of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) resistance to pyridalyl in China. *Journal of Economic Entomology*, 112(1): 329–334.
- Yin F, Chen HY, Feng X, Hu ZD, Lin QS, Li ZY, Bao HL, 2016. The role of detoxifying enzymes in the resistance of *Plutella xylostella* to spinetoram. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(2): 314–319. [尹飞, 陈焕瑜, 冯夏, 胡珍娣, 林庆胜, 李振宇, 包华理, 2016. 乙基多杀菌素抗性小菜蛾代谢解毒酶活性研究. 应用昆虫学报, 53(2): 314–319.]
- Yin SX, Zhang CN, Zhang YL, Li XC, 2016. Resistance status of diamondback moth *Plutella xylostella* (L.) to nine insecticides in Shaanxi. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 44(1): 102–110. [殷劭鑫, 张春妮, 张雅林, 李显春, 2016. 陕西小菜蛾对 9 种杀虫剂的抗药性监测. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 44(1): 102–110.]
- Yin YQ, Li XY, Chen ZQ, Chen FS, Chen AD, 2010. Toxicity of commonly used insecticides against adults and pupae of *Diadegma semiclausum*. *Journal of Plant Protection*, 36(3): 169–171. [尹艳琼, 李向永, 陈宗麒, 陈福寿, 湛爱东, 2010. 常用杀虫剂对半闭弯尾姬蜂成虫和蛹的安全性. 植物保护, 36(3): 169–171.]
- Yin YQ, Li XY, Zhao XQ, Zhu JL, Shen AD, 2013. Resistance of eight populations of *Plutella xylostella* L. in Yunnan province to eight insecticides. The 11th National Congress and Academic Annual Meeting of the Chinese Plant Protection Society. Qingdao: 112–117. [尹艳琼, 李向永, 赵雪晴, 朱建良, 湛爱东, 2013. 云南陆良小菜蛾田间种群对 8 种杀虫剂的抗药性. 中国植物保护学会第十一次全国会员代表大会暨学术年会. 青岛: 112–117.]
- Yin YQ, Mu WD, Li XY, Zhao XQ, Huang CF, Ai Y, Shen AD, 2015. Resistance monitoring of diamondback moth and field control efficacy of pesticides against the pest in Tonghai, Yunnan province. *Journal of Plant Protection*, 41(3): 205–209. [尹艳琼, 沐卫东, 李向永, 黄春芬, 艾英, 湛爱东, 2015. 云南通海小菜蛾种群抗药性监测及田间药效评价. 植物保护, 41(3): 205–209.]
- You MS, Ke FS, You SJ, Wu ZY, Liu QF, He WY, Baxter SW, Yuchi ZG, Vasseur L, Gurr GM, Ward CM, Cerda H, Yang G, Peng L, Jin YC, Xie M, Cai LJ, Douglas CJ, Isman MB, Goettel MS, Song QS, Fan QH, Wang-Pruski G, Lees DC, Yue Z, Bai JL, Liu TS, Lin LY, Zheng YK, Zeng ZH, Lin S, Wang Y, Zhao Q, Xia XF, Chen WB, Chen LL, Zou MM, Liao JY, Gao Q, Fang XD, Yin Y, Yang HM, Wang J, Han LW, Lin YJ, Lu YP, Zhuang MS, 2020. Variation among 532 genomes unveils the origin and evolutionary history of a global insect herbivore. *Nature Communication*, 11(1): 2321.
- You MS, Wei H, 2007. Study on the Diamondback Moth. Beijing: China Agricultural Press. 106–130. [尤民生, 魏辉, 2007. 小菜蛾的研究. 北京: 中国农业出版社. 106–130.]
- You YC, Xie M, Ren NN, Cheng XM, Li JY, Ma XL, Zou MM, Vasseur L, Gurr GM, You MS, 2015. Characterization and expression profiling of glutathione-S-transferases in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *BMC Genomics*, 16(1): 152.
- Yu HF, Bai SF, Li X, He F, 2010. Intraspecific competition in *Diadegma semiclausum*, solitary endoparasitoid of *Plutella xylostella* larvae. *Journal of Henan Agricultural University*, 44(4): 432–437. [余海芳, 白素芬, 李欣, 何璠, 2010. 小菜蛾内寄生蜂—半闭弯尾姬蜂的种内竞争. 河南农业大学学报, 44(4): 432–437.]
- Yuan GR, 2011. Cloning of GABA receptors in *Plutella xylostella* and functional expression of carboxylesterase of *Helicoverpa*. Doctoral dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University.

- [袁国瑞, 2011. 小菜蛾 GABA 受体基因克隆及棉铃虫羧酸酯酶的功能表达. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Zhang GQ, Tang T, Qin YC, Chen FS, 2015. Study on control-release of sex pheromone of diamondback moth and its application. *Chian Plant Protection*, 35(1): 24–28. [张国庆, 唐婷, 秦玉川, 陈福寿, 2015. 小菜蛾性信息素控释技术研究与应用. 中国植保导刊, 35(1): 24–28.]
- Zhang JM, Song L, Huang F, Li WD, Zheng XL, Zhang PJ, Lü YB, 2012. Preliminary report on the resistance of *Plutella xylostella* to chlorantraniliprole and indoxacarb in different regions. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, (6): 857–859, 861. [章金明, 宋亮, 黄芳, 酈卫弟, 郑雪良, 张蓬军, 吕要斌, 2012. 不同地区小菜蛾对氯虫苯甲酰胺和茚虫威的抗性初报. 浙江农业科学, (6): 857–859, 861.]
- Zhang JM, Lv YB, Lin WC, Li WD, Bei YW, 2015a. Technical specification for field use of *Plutella xylostella*. *Zhejiang Agricultural Science*, 56(8): 1265–1267. [章金明, 吕要斌, 林文彩, 酈卫弟, 贝亚维, 2015. 小菜蛾性诱剂田间使用技术规程. 浙江农业科学, 56(8): 1265–1267.]
- Zhang JM, Lv YB, Lin WC, Zhang PJ, Huang F, Li WD, Bei YW, Zhang ZJ, 2015b. Effect of trap shape on the trapping efficiency of *Plutella xylostella*. *Zhejiang Agricultural Science*, (7): 1004–1007. [章金明, 吕要斌, 林文彩, 张蓬军, 黄芳, 酈卫弟, 贝亚维, 张治军, 2012. 诱捕器形状对小菜蛾性诱剂诱捕效能的影响. 浙江农业科学, (7): 1004–1007.]
- Zhang JM, Huang F, Zhang PJ, Lu YB, Liu M, Li WD, Bei YW, Zhang ZJ, 2013. Investigation on the species of spiders in the field of cruciferous crops in spring. *Zhejiang Agricultural Science*, (6): 705–706. [章金明, 黄芳, 张蓬军, 吕要斌, 刘敏, 酈卫弟, 贝亚维, 张治军, 2013. 春季十字花科作物田间蜘蛛种类调查. 浙江农业科学, (6): 705–706.]
- Zhang SF, 2008. The occurrence and integrated management of the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. in Bashang region of Zhangjiakou. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [张树发, 2008. 张家口坝上地区小菜蛾发生规律及其综合治理研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Zhang SZ, Zhang XL, Shen J, Li DY, Wan H, You H, Li JH, 2017. Cross-resistance and biochemical mechanisms of resistance to indoxacarb in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 140: 85–89.
- Zhang W, Chang XQ, Hoffmann A, Zhang S, Ma CS, 2015a. Impact of hot events at different developmental stages of a moth: The closer to adult stage, the less reproductive output. *Scientific Reports*, 5: 10436.
- Zhang W, Rudolf V, Ma CS, 2015b. Stage-specific heat effects: Timing and duration of heat waves alter demographic rates of a global insect pest. *Oecologia*, 179(4): 947–957.
- Zhang XY, He J, Ye CY, Xue Y, 2001. Monitoring on the resistance of diamond back moth to abamectin and field control experiments in Yunnan. *Journal of Huazhong Agricultural*, 20(5): 426–430. [张雪燕, 何婕, 叶翠玉, 薛熠, 2001. 云南小菜蛾对阿维菌素的抗性监测和药剂防治试验. 华中农业大学学报, 20(5): 426–430.]
- Zhao JZ, Wu SC, Gu ZY, Zhu GR, Ju ZL, 1996. Study on the countermeasures of resistance control of *Plutella xylostella*. *Scientia Agricultura Sinica*, 29(1): 8–14. [赵建周, 吴世昌, 顾言真, 朱国仁, 剧正理, 1996. 小菜蛾抗性治理对策研究. 中国农业科学, 29(1): 8–14.]
- Zhao SH, 1993. Insect Toxicology. Beijing: Beijing Agricultural Press. 9–190. [赵善欢, 1993. 昆虫毒理学. 北京: 北京农业出版社. 9–190.]
- Zheng YL, Dong HT, Xu GJ, 2006. Preliminary study on performance comparison of sex pheromone attracting varieties of *Plutella xylostella* L. *Zhejiang Agricultural Science*, (4): 441–443. [郑永利, 董涛海, 徐国军, 2006. 不同小菜蛾性信息素诱芯品种性能比较的初步研究. 浙江农业科学, (4): 441–443.]
- Zhu B, Li X, Liu Y, Gao X, Liang P, 2017. Global identification of microRNAs associated with chlorantraniliprole resistance in diamondback moth *Plutella xylostella* (L.). *Scientific Reports*, 7: 40713.
- Zhu H, Zhou XM, 2016. Determination of *Plutella xylostella* (L.) resistance to nine insecticides in field populations. *Hunan Agricultural Sciences*, (11): 49–51, 54. [朱航, 周小毛, 2016. 田间小菜蛾对 9 种杀虫剂的抗性测定. 湖南农业科学, (11): 49–51, 54.]
- Zhu SX, Si SY, Wu RF, Liu XM, Gao XW, Li TW, 1998. Monitoring and control of resistance to *Plutella xylostella* in Hubei province. The 3rd National Symposium on Young Plant Protection Scientists. Chongqing. 754–757. [朱树勋, 司升云, 吴仁锋, 刘小明, 高希武, 李腾武, 1998. 湖北省小菜蛾抗性监测与治理. 第三届全国青年植物保护科技工作者学术研讨会. 重庆. 754–757.]
- Zhu SX, Si SY, Wu SX, 1995. Field resistance monitoring of *Plutella xylostella* in Wuhan area. *Journal of Plant Protection*, 21(2): 29–30. [朱树勋, 司升云, 吴世雄, 1995. 武汉地区小菜蛾田间抗性监测. 植物保护, 21(2): 29–30.]