

# 不同种群棉铃虫三龄幼虫酯酶活性频率分布与抗药性的关系

陈松, 杨亦桦, 吴益东\*

(南京农业大学植物保护学院昆虫学系, 农业部农业病虫监测与治理重点开放实验室, 南京 210095)

**摘要:** 选用室内饲养的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 偃师和湖北 2 个敏感品系、对辛硫磷高抗的 PCP20 品系、对氰戊菊酯高抗的 YG45 品系及 1999 或 2000 年采自山东阳谷、河北邯郸和河南安阳的田间高抗种群, 江苏徐州、湖北武汉的田间中等抗性水平种群和新疆沙湾的田间敏感种群, 采用酶标板酶动力学法测定了各品系(种群)的 3 龄幼虫个体酯酶活性频率分布和平均酯酶活性。结果表明, 偃师敏感品系、湖北敏感品系和新疆沙湾田间敏感种群的酯酶活性个体频率分布相似, 三个品系(种群)的平均酯酶活性相近, 分别为 991、1 138、1 055  $\text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ 。室内选育的 PCP20 抗性品系、YG45 抗性品系及山东阳谷、河北邯郸、河南安阳田间高抗种群的高酯酶活性(活性在  $1\ 800\ \text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  以上)个体频率明显高于三个敏感品系(种群), 平均酯酶活性在  $1\ 510\sim 2\ 482\ \text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  之间。江苏徐州、湖北武汉的田间中抗水平种群高酯酶活性个体频率及平均酯酶活性都介于敏感和高抗品系(种群)之间, 平均酯酶活性为  $1\ 258\sim 1\ 404\ \text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ 。棉铃虫各品系(种群)平均酯酶活性与对拟除虫菊酯类杀虫剂抗性个体频率的相关性要比对有机磷类的高, 相关系数分别为 0.82 和 0.42。分析各品系(种群)高酯酶活性个体频率与棉铃虫对拟除虫菊酯类、有机磷类杀虫剂抗性个体频率的相关性, 得到相似的结果。考虑到酯酶并不是棉铃虫对拟除虫菊酯抗性的主要机理, 建议酯酶活性可作为棉铃虫抗药性生化检测的一个参考指标。本文还讨论了酯酶与棉铃虫对拟除虫菊酯类杀虫剂及有机磷类杀虫剂抗性的关系。

**关键词:** 棉铃虫; 酯酶; 抗药性; 生化检测

中图分类号: Q965.9 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296 (2002) 06-0733-06

## Frequency distributions of esterase activity and insecticide resistance in third-instar larvae in different strains of *Helicoverpa armigera* Hübner

CHEN Song, YANG Yi-Hua, WU Yi-Dong\* (Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; Key Laboratory of Monitoring and Management of Plant Disease and Insects, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** General esterase activity to  $\alpha$ -NA in two susceptible laboratory strains (Yanshi and Hubei), two lab-selected resistant strains (PCP20 and YG45) and nine field strains of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hübner were measured by microtiter plate kinetic assay. Frequency distribution patterns of esterase activity in the Yanshi, Hubei and Shanwan susceptible field strains were similar and their mean esterase activities were 991, 1 138 and 1 055  $\text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  respectively. Two lab-selected resistant strains (PCP20, YG45) and three field resistant strains (Yanggu, Handan and Anyang) had many more individuals of high esterase activity (more than  $1\ 800\ \text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ ) than three susceptible strains and their mean esterase activities ranged from  $1\ 510$  to  $2\ 482\ \text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ . Another two field strains (Xuzhou and Wuhan) had moderate-high esterase individuals and their mean esterase activities were  $1\ 208$  and  $1\ 404\ \text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ . The correlation coefficient between mean esterase activity and resistance level was 0.82 to pyrethroids and 0.42 to organophosphates. The same results were obtained when the correlation between the frequency of individuals with high esterase activity and the resistance levels to pyrethroid and organophosphate was analyzed. The results suggested that general esterase activity has some relationship to pyrethroid resistance levels. Because esterase is not a major mechanism for pyrethroid resistance in *H. armigera* it can only be used as a reference index for the detection of biochemical resistance.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (39770507); 教育部高等学校优秀青年教师教学科研奖励计划

\* 通讯作者 Author for correspondence

收稿日期 Received: 2001-11-12; 接受日期 Accepted: 2002-07-15

**Key words:** *Helicoverpa armigera*; esterase; insecticide resistance; biochemical detection

酯酶是昆虫体内重要的代谢酶系之一,它能够降解有机磷、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯类杀虫剂,因此酯酶活性的升高可能与害虫抗药性有关。在桃蚜 *Myzus persicae* 和库蚊 *Culex pipiens* 上,由于酯酶基因扩增导致酶量增加,从而使这两种害虫对有机磷抗性增强 (Raymond *et al.*, 1989; Devonshire *et al.*, 1991)。

关于酯酶解毒代谢在棉铃虫对拟除虫菊酯抗性中的作用,国内外均存在争议。吴益东等 (1994, 1995) 的研究结果表明棉铃虫对拟除虫菊酯的抗性主要与多功能氧化酶 (MFO) 解毒代谢有关,与酯酶关系不大。王开运等 (1995) 研究认为酯酶活性升高与棉铃虫对氰戊菊酯的抗性有关。张友军等 (1995) 的研究结果表明河北河间抗性种群酯酶活性是敏感品系的 1.9 倍,因此认为酯酶与棉铃虫抗药性有一定关系。Forrester 等 (1993) 报道,以限制拟除虫菊酯使用为基础的抗性治理策略在澳大利亚实施多年后,田间棉铃虫对拟除虫菊酯的抗性机理逐渐由以神经不敏感性为主转变为以 MFO 氧化解毒代谢增强为主。Gunning 等 (1996) 研究结果表明,酯酶活性升高是澳大利亚棉铃虫对顺式氰戊菊酯产生抗性的重要原因,最高抗性品系的酯酶活性比敏感品系提高了大约 50 倍。关于酯酶与棉铃虫对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂抗性的关系,国内外报道较少。

本文作者采用 2 个室内敏感品系、1 个田间敏感种群和 10 个具有不同抗药性水平的田间种群,测定了各品系 (种群) 的 3 龄幼虫的平均酯酶活性及个体酯酶活性频率分布情况,分析了酯酶与棉铃虫抗药性之间的关系,并讨论酯酶活性作为抗药性生化检测指标的可行性。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试昆虫

采用 13 个棉铃虫品系 (种群)。偃师敏感品系: 1991 年采自河南省偃师县,毒力测定资料表明对常用杀虫剂敏感;湖北敏感品系: 1994 年采自湖北省,一直在室内不接触任何药剂的条件下人工饲养,毒力测定资料表明对常用各类杀虫剂均敏感;PCP20 抗性品系: 1991 年采自河南省,先经功夫菊酯 + 辛硫磷 (1:25) 筛选 27 代,然后用辛硫

磷筛选 20 代,对辛硫磷的抗性倍数为 47 倍;YG45 抗性品系: 1994 年采自山东省阳谷县,经氰戊菊酯筛选 45 代,对氰戊菊酯抗性倍数高达 2 000 倍以上;河南安阳 9931 (“9931”中的“99”代表试虫采集年份,“3”代表采自田间第 3 代,“1”代表供试幼虫为室内饲养第 1 代;其余类同): 为 1999 年采自河南安阳田间第 3 三代,监测结果表明为高抗种群;山东阳谷 9941、山东阳谷 0021: 分别为 1999 年和 2000 年采自山东阳谷田间第 4 代和 2000 年田间第 2 代,监测结果表明为高抗种群;河北邯郸 9922、河北邯郸 0021: 分别为 1999 年和 2000 年采自河北邯郸田间第 2 代,监测结果表明为高抗种群;江苏徐州 9931、江苏徐州 0041: 分别为 1999 年和 2000 年采自江苏徐州田间第 3 代和第 4 代,监测结果表明为中等抗性水平种群;湖北武汉 9942: 为 1999 年自湖北武汉田间第 4 代,监测结果表明为中等抗性水平种群;新疆沙湾 9931 为 1999 年采自新疆沙湾田间第 3 代,监测结果表明对常用杀虫剂都很敏感。以上各品系 (种群) 对菊酯类 (氰戊菊酯、溴氰菊酯和功夫菊酯) 及有机磷类 (辛硫磷和久效磷) 杀虫剂的平均抗性个体频率 (%) 见表 1,毒力测定方法为点滴法,试虫为 3 龄幼虫。

棉铃虫的人工饲料及饲养条件同谭福杰 (1987)。

本研究均采用生理状况一致、体重 9 ~ 11 mg 的棉铃虫 3 龄幼虫,避免使用刚蜕皮或快要蜕皮的 3 龄幼虫。

### 1.2 生化试剂

$\alpha$ -乙酸萘酯 ( $\alpha$ -NA), 上海化学试剂厂生产;固蓝 RR 盐, Fluka 公司生产,均为分析纯。

### 1.3 酯酶活性测定 (酶标板酶动力学法)

每个种群分别取 48 头生理状况一致、体重 9 ~ 11 mg 的标准 3 龄幼虫,单头加入 500  $\mu$ L 0.1 mol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>、pH 7.5 的磷酸缓冲液匀浆,在 4 $^{\circ}$ C、10 000  $\times$  g 条件下离心 10 min,取上清液在 4 $^{\circ}$ C 以下保存备用。取 96 孔酶标板,每孔加入 250  $\mu$ L 底物与显色剂混合液 (用 0.2 mol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>、pH 6.0 的磷酸缓冲液,配制含 10 mmol L<sup>-1</sup>  $\alpha$ -乙酸萘酯和 1 mmol L<sup>-1</sup> 固蓝 RR 盐,混合后经过滤得到的滤液即为底物及显色剂混合液),然后用八通道移液器迅速加入 50  $\mu$ L 酶液于每孔中,用 Bio-Rad 公司生产的 Microplate

Reader 550 型酶标仪在 450 nm 波长下,每隔 30 s 秒记录 1 次光密度值,共记录 20 次,酶促反应阶段温度为 27℃。实验条件的设定和数据记录均由微机控制,用 Microplate Manager<sup>®</sup>/PC Version 4.0 软件进行数据处理,取光密度值 0~3.5 之间的数据计算反应速度,以反应速度表示酶活力 ( $\text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 棉铃虫各品系(种群)的 3 龄幼虫的酯酶活性频率分布

图 1 为测定的 13 个棉铃虫品系(种群)的酯酶活性频率分布情况。从图中可以看出,室内饲养的偃师敏感品系、湖北敏感品系和新疆沙湾田间敏感种群的酯酶活性频率分布相似,个体活性都相对偏低,大部分个体的酯酶活性分布在  $600\sim 1\,800\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  之间;PCP20 抗性品系及山东阳谷、河北邯郸、河南安阳田间高抗种群大部分的个体活性分布在  $1\,000\sim 2\,800\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  之间;YG45 抗性品系的个体的酯酶活性最高,大部分分布在  $1\,800\sim 3\,800\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  之间;江苏徐州、湖北武汉田间中等抗性水平种群的酯酶活性介于敏感和高抗品系(种群)之间,大部分个体的酯酶活性分布在  $800\sim 2\,200\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$  之间。

### 2.2 不同棉铃虫品系(种群)酯酶活性与棉铃虫抗药性水平的相关性分析

13 个品系(种群)的平均酯酶活性见表 1。室内偃师敏感品系、湖北敏感品系和新疆沙湾田间敏感种群的平均酯酶活性很相近,分别为 991、1 138、1 055  $\text{mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ 。PCP20 抗性品系及山东阳谷、河北邯郸、河南安阳田间高抗种群的平均酯酶活性为  $1\,510\sim 1\,994\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ ,是偃师敏感品系的 1.5~2.0 倍,YG45 抗性品系的平均酯酶活性最高,为  $2\,482\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ ,是偃师敏感品系的 2.5 倍。江苏徐州、湖北武汉田间中等抗性水平种群的平均酯酶活性介于敏感和高抗品系(种群)之间,为  $1\,258\sim 1\,475\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ ,是偃师敏感品系的 1.3~1.5 倍。

分析各个品系(种群)的平均酯酶活性与对拟除虫菊酯类、有机磷类杀虫剂的抗性个体频率的相关性,结果表明平均酯酶活性与棉铃虫对拟除虫菊酯类、有机磷类杀虫剂抗性个体频率的相关系数分

别为 0.82 和 0.42。因此,平均酯酶活性与棉铃虫对拟除虫菊酯类杀虫剂抗性水平相关性要更高一些。

分析不同棉铃虫品系(种群)高酯酶活性(大于  $1\,800\text{ mOD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{larva}^{-1}$ )个体频率与对拟除虫菊酯、有机磷类杀虫剂的抗性个体频率的相关性,结果表明高酯酶活性个体频率与对拟除虫菊酯类、有机磷类杀虫剂的抗性个体频率相关系数分别为 0.81 和 0.36。高酯酶活性个体频率同样也与棉铃虫对拟除虫菊酯类杀虫剂抗性水平相关性要更高一些。

## 3 讨论

Gunning 等(1996)研究认为,抗顺式氰戊菊酯的澳大利亚棉铃虫品系中,最高抗性个体的酯酶水解  $\alpha$ -NA 活性大约是敏感种群的 50 倍。进一步研究认为酯酶除了有水解作用外,还有结合作用(sequestration),棉铃虫通过水解和结合两种解毒作用可以消除大部分的顺式氰戊菊酯。由此认为,澳大利亚棉铃虫对拟除虫菊酯类杀虫剂的抗性主要是由于酯酶活性的升高,而不是多功能氧化酶的解毒代谢增强。

从本研究结果来看,抗拟除虫菊酯类杀虫剂的棉铃虫品系(种群)酯酶活性要高于敏感品系,并且酯酶活性与棉铃虫对拟除虫菊酯类杀虫剂的相关性要高于有机磷杀虫剂,但是 YG45 抗氰戊菊酯品系酯酶活性仅为敏感品系的 2.5 倍,这很难解释 YG45 抗性品系对拟除虫菊酯几千倍的抗性水平。在测定多功能氧化酶 P-NA 活性时发现,YG45 抗性品系的多功能氧化酶 P-NA 活性明显高于敏感品系(试验结果将另文发表)。因此,我国棉铃虫对拟除虫菊酯的抗性机理主要是多功能氧化酶活性的升高,酯酶具有一定的作用,但不是主要的机理。

Devonshire (1977)发现桃蚜对有机磷的抗性主要是因为酯酶活性的增高,经电泳分离后证明其抗性仅与一条高活性的酯酶带(E4)有关,即 E4 酯酶,进一步研究发现,酶的性质没有改变而只是酶量过度产生,形成抗药性。E4 酯酶是一种典型的羧酸酯酶,能快速水解  $\alpha$ -萘酚( $\alpha$ -NA)和其它底物,可以被有机磷和氨基甲酸酯抑制,所以它有两种解毒作用,一种是水解作用,另一种是与杀虫剂的结合作用(sequestering),减少到达靶标的量。Devonshire (1982)研究发现,桃蚜中的 E4 酯酶对

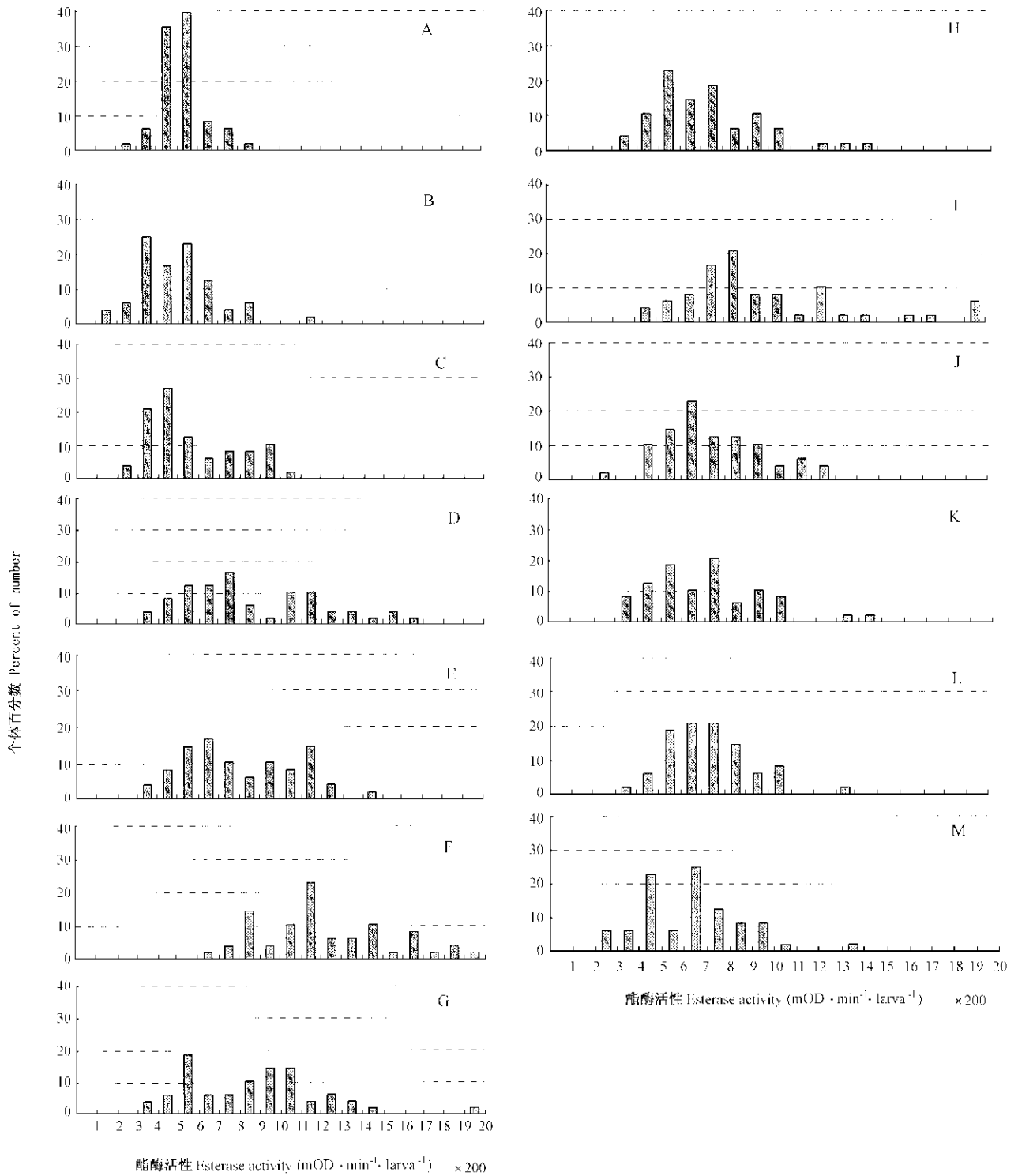


图 1 不同棉铃虫种群 3 龄幼虫酯酶活性频率分布

Fig. 1 Frequency distributions of esterase activity in 3rd instar larvae in different strains of *H. armigera*

A: 新疆沙湾 9931 Xinjiang field strain; B: 偃师敏感品系 Yanshi susceptible strain; C: 湖北敏感品系 Hubei susceptible strain; D: 河南安阳 9931 Anyang field strain; E: PCP20 抗性品系 PCP20 resistant strain; F: 阳谷 45 抗性品系 Yanggu45 resistant strain; G: 山东阳谷 9941 Yanggu field strain; H: 山东阳谷 0021 Yanggu field strain; I: 河北邯郸 9922 Handan field strain; J: 河北邯郸 0021 Handan field strain; K: 江苏徐州 9931 Xuzhou field strain; L: 江苏徐州 0041 Xuzhou field strain; M: 湖北武汉 9942 Wuhan field strain

表 1 不同棉铃虫种群 3 龄幼虫平均酯酶活性、高酯酶活性个体频率及各种群对拟除虫菊酯类 (氰戊菊酯、溴氰菊酯和功夫菊酯) 和有机磷类 (辛硫磷和久效磷) 杀虫剂的抗性个体频率 (点滴法区分剂量测定)

Table 1 Mean esterase activity, frequency of individuals with high esterase activity and frequency of individuals resistant to pyrethroids (fenvalerate, deltamethrin, cyhalothrin) and organophosphates (phoxim, monocrotophos) in 3rd instar larvae in different strains of *H. armigera* (topical application method by discriminating dose)

棉铃虫种群 (品系) Strain	平均酯酶活性 ± 标准差 Mean esterase activity (mOD·min <sup>-1</sup> ·larva <sup>-1</sup> )	活性比 Activity ratio (R/S)	高酯酶活性* 个体频率 (%) Frequency of individuals with high esterase	抗性个体频率 (%) (对拟除虫菊酯类) Frequency of individuals resistant to pyrethroids	抗性个体频率 (%) (对有机磷类) Frequency of individuals resistant to organophosphates
新疆沙湾 9931 Xinjiang field strain (1999)	1 055 ± 172	1.1	0	1.0	4.7
偃师敏感品系 Yaoshi susceptible strain	991 ± 150	1.0	2.1	1.0	1.0
湖北敏感品系 Hubei susceptible strain	1 138 ± 421	1.1	12.5	1.0	1.0
阳谷 45 抗性品系 Yanggu45 resistant strain	2 482 ± 768	2.5	79.2	100	14
PCP20 抗性品系 PCP20 resistant strain	1 623 ± 532	1.6	39.6	95.3	45.6
河南安阳 9931 Anyang field strain (1999)	1 704 ± 742	1.7	39.6	82.3	45.3
山东阳谷 9941 Yanggu field strain (1999)	1 753 ± 285	1.8	47.9	66.8	46.7
山东阳谷 0021 Yanggu field strain (2000)	1 466 ± 487	1.5	22.9	71.8	60.7
河北邯郸 9922 Handan field strain (1999)	1 994 ± 115	2.0	43.8	84.5	56.3
河北邯郸 0021 Handan field strain (2000)	1 510 ± 455	1.5	25	67.5	36.3
江苏徐州 9931 Xuzhou field strain (1999)	1 404 ± 450	1.4	22.9	51.3	18.7
江苏徐州 0041 Xuzhou field strain (2000)	1 475 ± 382	1.5	16.6	32.3	38
湖北武汉 9942 Wuhan field strain (1999)	1 258 ± 281	1.3	12.5	64.0	31.3

\* 酯酶活性大于 1 800 mOD·min<sup>-1</sup>·larva<sup>-1</sup>

有机磷杀虫剂的结合作用远远大于水解作用。在库蚊上也有不少研究表明, 库蚊对有机磷杀虫剂抗性中, 酯酶与药剂的结合作用比水解作用更重要 (Cuany *et al.*, 1993; Jayawardena *et al.*, 1994; 梁军等, 2001)。

关于酯酶与棉铃虫对有机磷类杀虫剂抗性之间的关系, 国内外报道较少。许雄山等 (1999) 通过生测和生化分析初步证明棉铃虫对有机磷抗性品系和敏感品系的羧酸酯酶动力学反应存在一定差异, 羧酸酯酶解毒活性增强是棉铃虫对有机磷产生抗性的机理之一。本文结果表明, 全酯酶的活性与棉铃虫对有机磷类杀虫剂的抗性水平之间相关性并不

高, PCP20 抗性品系 (对辛硫磷的抗性倍数为 47 倍) 的酯酶活性仅为敏感品系的 1.6 倍。由于我们测定的是全酯酶活性, 不排除某一个特定酯酶同工酶可能与有机磷抗性有关。我们正在进行的初步研究结果也表明 PCP20 抗性品系存在与抗性相关的特异酯酶同工酶。

从我们的研究结果来看, 酯酶活性与棉铃虫的抗药性之间具有一定的相关性。抗药性水平高的棉铃虫品系 (种群), 高酯酶活性的个体相应增多, 群体的平均酯酶活性较高。但是由于各品系 (种群) 的平均酯酶活性相差并不大, 棉铃虫对拟除虫菊酯类杀虫剂的抗性机理主要是多功能氧化酶活性

升高,对有机磷类杀虫剂抗性机理可能与特定酯酶同工酶有关。考虑到酶标板酶动力学法检测粗酶液酯酶活性的简易性和实用性,棉铃虫全酯酶活性可以作为棉铃虫抗药性生化检测的一个参考指标。

### 参 考 文 献 (References)

- Cuany A, Handani J, Berge J, Foureier D, Raymond M, Georghiou G P, Pasteur N, 1993. Action of esterase B<sub>1</sub> on chlorpyrifos in organophosphate-resistance *Culex* mosquitoes. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 45: 1-6.
- Devonshire A L, 1977. The properties of a carboxylesterase from the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulz.), and its role in conferring insecticide resistance. *Biochem. J.*, 167: 675-683.
- Devonshire A L, Moore G D, 1982. A carboxylesterase with broad substrate specificity causes organophosphorus, carbamate and pyrethroid resistance in peach potato aphids (*Myzus persicae*). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 18: 235-246.
- Devonshire A L, Field L M, 1991. Gene amplification and insecticide resistance. *Ann. Rev. Entomol.*, 36: 1-3.
- Forrester N W, Cahill M, Bird L J, Layland J K, 1993. Management of pyrethroid and endosulfan resistance in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia. *Bull. Entomol. Res.*, (suppl.) 1: 1-132.
- Gunning R V, Moores G D, Devonshire A L, 1996. Esterase and esfenvalerate resistance in Australian *Helicoverpa armigera* H. (Lepidoptera: Noctuidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 54: 12-23.
- Gunning R V, Moores G D, Devonshire A L, 1996. Insensitive acetylcholinesterase and resistant to thiodicarb in Australian *Helicoverpa armigera* H. (Lepidoptera: Noctuidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 55: 21-28.
- Jayawardena K G, 1994. Determination of the role of elevated B2 esterase in insecticide resistance in *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) from studies on the purified enzyme. *Bull. Entomol. Res.*, 84: 39-44.
- Liang J, Shen J H, Lin G F, Fu W J, 2001. Purification and biochemical property of resistance related carboxylesterase in mosquito *Culex pipiens pallens*. *Acta Entomol. Sin.*, 44 (2): 161-168. [梁军, 沈建华, 林国芳, 符文俊, 2001. 淡色库蚊中抗性相关羧酸酯酶的纯化及其生化性质. *昆虫学报*, 44 (2): 161-168]
- Raymond M, Beyssat-Arnaouty V, Sivasubramanian N, Mouches C, Georghiou G P, Pasteur N, 1989. Amplification of various esterases B responsible for organophosphate resistance in *Culex* mosquitoes. *Biochem. Genet.*, 27: 417-425.
- Tan F J, 1987. Test methods for resistance to insecticides in agricultural insect. *J. Nanjing Agric. Univ.*, 10 (suppl.): 107-122. [谭福杰, 1987. 农业害虫抗药性测定方法. *南京农业大学学报*, 10 (增): 107-122]
- Wang K Y, Mu L Y, Yi M Q, Mu W, Liu F, 1995. The resistance of cotton bollworm to fenvalerate in Shandong. In: China Society of Plant Protection ed. Trends in Plant Protection. Beijing: China Science and Technology Press. 344-348. [王开运, 慕立义, 仪美芹, 慕卫, 刘峰, 1995. 山东省主要棉区棉铃虫对氰戊菊酯抗性的研究. 见: 中国植物保护学会编. 植物保护研究进展. 北京: 中国科学技术出版社. 344-348]
- Wu Y D, Shen J L, You Z P, 1994. Laboratory selection for fenvalerate resistant and susceptible strain in cotton bollworm *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Entomol. Sin.*, 37 (2): 129-136. [吴益东, 沈晋良, 尤子平, 1994. 棉铃虫对氰戊菊酯抗性和敏感品系的选育. *昆虫学报*, 37 (2): 129-136]
- Wu Y D, Shen J L, Tan F J, You Z P, 1995. Mechanism of fenvalerate resistance in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *J. Nanjing Agric. Univ.*, 18 (2): 63-68 [吴益东, 沈晋良, 谭福杰, 尤子平, 1995. 棉铃虫对氰戊菊酯抗性机理研究. *南京农业大学学报*, 18 (2): 63-68]
- Xu X S, Han Z J, Wang Y C, 1999. Relationship between carboxylesterase and organophosphate resistance in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *J. Nanjing Agric. Univ.*, 22 (4) 41-44. [许雄山, 韩召军, 王荫长, 1999. 羧酸酯酶与棉铃虫对有机磷杀虫剂抗性的关系. *南京农业大学学报*, 22 (4): 41-44]
- Zhang Y J, Han X L, Zhang W J, Li X F, 1995. Mechanisms of resistance to pyrethroids in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). In: China Society of Plant Protection ed. Trends in Plant Protection. Beijing: China Science and Technology Press. 321-326. [张友军, 韩焘莱, 张文吉, 李学锋, 1995. 棉铃虫对拟除虫菊酯杀虫剂的抗性机制研究. 见: 中国植物保护学会编. 植物保护研究进展. 北京: 中国科学技术出版社. 321-326]