环境昆虫学报 2025，47（5）：1341-1353
Journal of Environmental Entomology
http://hjkcxb.alljournals.net
doi:10.3969/j.issn.1674-0858.2025.05.1

王诗琦，汪苏杭，钟梓春，吴洪鑫，何柳燕，郭玉静，黄孙滨，许小霞，金丰良，庞锐．稻飞虱抗药性现状及抗性机制研究进展[J].环境昆虫学报，2025，47（5）：1341-1353. WANG Shi-Qi, WANG Su-Hang, ZHONG Zi-Chun, WU Hong-Xin, HE Liu-Yan, GUO Yu-Jing, HUANG Sun-Bin, XU Xiao-Xia, JIN Feng-Liang, PANG Rui. Research progress on insecticide resistance status and resistance mechanisms of rice planthoppers [J]. *Journal of Environmental Entomology*，2025，47（5）：1341-1353.

稻飞虱抗药性现状及抗性机制研究进展

王诗琦，汪苏杭，钟梓春，吴洪鑫，何柳燕，郭玉静，黄孙滨，
许小霞，金丰良，庞　锐*
（华南农业大学大学植物保护学院，绿色农药全国重点实验室，广州 510624）

摘要：3种稻飞虱，包括褐飞虱*Nilaparvata lugens*、白背飞虱*Sogatella furcifera*和灰飞虱*Laodelphax striatellus*，是危害水稻生产的重要害虫。由于杀虫剂的长期使用，3种稻飞虱已经对多种杀虫剂产生了抗性。褐飞虱的抗性演变最为迅速，尤其是对新烟碱类杀虫剂；白背飞虱和灰飞虱则整体抗性积累较缓，对多数药剂仍保持较高敏感性，但对噻嗪酮也显示出抗性风险。3种稻飞虱的抗性机制均能通过上调细胞色素P450多功能氧化酶（CYP450）、谷胱甘肽S-转移酶（GST）等代谢酶的表达来增强解毒能力。总体来看，褐飞虱的抗性主要依赖代谢机制，尤其是细胞色素P450等解毒酶系统的显著上调，同时伴随部分靶标位点的适应性突变，并与水稻抗性品种形成协同适应演化；白背飞虱的抗性则以靶标机制为主，靶蛋白突变频繁出现，代谢机制也参与其中。相比之下，灰飞虱整体抗性水平较低，抗性机制以靶标变化为主，解毒酶参与程度有限，抗性发展速度缓慢。三者在抗性相关基因表达调控、共生菌调节及适应性代谢调节等方面亦呈现出不同特点。本文综述了当前3种稻飞虱抗药性的发生发展、主要抗性机制及其研究进展，并提出了基于分子机制的抗性管理策略，为科学防控和可持续治理提供理论支持。

关键词：褐飞虱；白背飞虱；灰飞虱；抗药性；抗性机制
中图分类号：Q968.1；Q965.9　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**1674-0858（2025）05-1341-13

Research progress on insecticide resistance status and resistance mechanisms of rice planthoppers

WANG Shi-Qi, WANG Su-Hang, ZHONG Zi-Chun, WU Hong-Xin, HE Liu-Yan, GUO Yu-Jing, HUANG Sun-Bin, XU Xiao-Xia, JIN Feng-Liang, PANG Rui* (National Key Laboratory of Green Pesticide, College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510624, China)

Abstract: The three rice planthoppers, including *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera*, and *Laodelphax striatellus*, represented significant agricultural pests that affected rice production. Extended insecticide application resulted in these three species developing resistance to multiple chemical compounds. Among these species, *N. lugens* demonstrated the most accelerated resistance evolution, especially against neonicotinoid insecticides; *S. furcifera* and *L. striatellus* developed resistance more gradually and generally maintained high susceptibility to most insecticides, though increasing resistance to buprofezin presented an emerging concern. These species enhanced their detoxification capabilities through the upregulation of metabolic enzymes, including cytochrome P450 monooxygenase (CYP450) and glutathione S-transferase (GST). The resistance in *N. lugens* primarily stemmed from metabolic mechanisms, particularly the

基金项目：国家自然科学基金（32172498，31972345）
作者简介：王诗琦，女，硕士研究生，研究方向为昆虫抗药性和适应性进化，E-mail：15684615902@163.com
*通讯作者 Author for correspondence：庞锐，男，博士，副研究员，研究方向为昆虫抗药性和适应性进化，E-mail：pangrui@scau.edu.cn
收稿日期 Received：2025-05-13；修回日期 Revision received：2025-06-18；接受日期 Accepted：2025-06-18

enhanced expression of detoxification enzymes such as CYP450, coupled with adaptive target-site mutations and co-evolution with resistant rice varieties. For *S. furcifera*, resistance predominantly related to target-site mutations, with frequent mutations in target proteins, while metabolic mechanisms also contributed significantly. In contrast, *L. striatellus* exhibited comparatively lower resistance levels, with target-site modifications serving as the primary mechanism and limited involvement of detoxification enzymes, which resulted in slower resistance development. These species also displayed distinctive characteristics regarding resistance-related gene regulation, symbiont bacteria interactions, and adaptive metabolic responses. This review synthesizes current knowledge of resistance development, fundamental molecular mechanisms, and recent research advances in these rice planthoppers, while proposing molecular-based resistance management approaches to facilitate effective and sustainable pest control.

Key words: *Nilaparvata lugens*; *Sogatella furcifera*; *Laodelphax striatellus*; insecticide resistance; resistance mechanisms

稻飞虱属于半翅目 Hemiptera 飞虱科 Delphacidae，其中以褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 为害最为严重，是我国水稻主产区要的害虫（蒯鹏等，2022）。3种稻飞虱都以水稻为食，但白背飞虱和灰飞虱除了取食水稻外，还可以在禾本科植物生存，如小麦和玉米等（Huang *et al.*，2018）。3种稻飞虱在取食部位和为害时期上存在差异，灰飞虱主要为害早稻分蘖期的叶片、叶鞘和稻穗，导致稻穗变黑、结实率下降；白背飞虱危害穗期及分蘖期，常引发“黄塘”和“冒穿”；褐飞虱则集中为害晚稻和中稻基部，引起“虱骚”和“冒穿”等典型症状（蒯鹏等，2022）。此外，稻飞虱还会在刺吸过程中分泌蜜露，诱发水稻煤污病，传播水稻病毒病造成病害流行。

长期以来，化学防治一直是稻飞虱综合治理中的核心手段，依赖单一药剂致使抗药性急剧上升（Bass *et al.*，2015）。根据节肢动物抗性数据库（https://www.pesticideresistance.org/）统计，褐飞虱已对36种杀虫剂产生抗性，累计抗性事件514起；白背飞虱对15种杀虫剂产生抗性，累计抗性事件222起；灰飞虱对20种杀虫剂产生抗性，累计抗性事件86起（APRD，2025）。

目前，3种稻飞虱在田间表现出不同的抗性谱，抗性类型日趋复杂。围绕稻飞虱抗性问题，已有研究涵盖抗性发展动态、交互抗性、适合度代价、遗传方式及分子机制等多个方面，本文系统综述了3种稻飞虱的抗药性发展现状、分子机制及防控策略，结合抗性谱的演化趋势，提出了可行的抗性治理策略，为延缓抗性发展提供理论依据。

1 稻飞虱的抗药性发展概况

1.1 褐飞虱的抗药性发展概况

随着有机氯杀虫剂的禁用，有机磷类杀虫剂逐渐成为防治褐飞虱的核心药剂，目前毒死蜱对褐飞虱仍具有良好的防效，2010年褐飞虱的田间种群对毒死蜱的抗性敏感性下降（RR=1.5～4.3倍），其中江西和上海两个种群为低水平抗性（RR=7.3倍和6.0倍）（王鹏等，2013）；2017–2018年全国田间种群对毒死蜱产生了低等到中等水平的抗性（12～29.7倍）（Liao *et al.*，2021）。

到1990年代新烟碱类药剂及昆虫生长调节剂类药剂的推广，有机磷使用量下降40%，抗性水平随之回落（Sun *et al.*，1996）；褐飞虱在2005年对吡虫啉产生了极高的抗性（RR=200～799倍）（Wang *et al.*，2009）。噻虫嗪抗性最早在2007年于金华地区发现（RR=9.9倍）（王彦华等，2009）；随后，广东田间褐飞虱种群对噻虫嗪已达高水平抗药性（RR=61.0～517.8倍）（肖汉祥等，2018）；相比之下，烯啶虫胺的抗性演变较为缓慢；近年来全国监测结果表明，褐飞虱对吡虫啉仍具有稳定的高水平抗性，抗性倍数更是突破2 000倍以上，噻虫嗪已普遍达到高抗水平（RR>800倍）（任宗杰等，2024）；对烯啶虫胺表现出低至中等水平抗性（RR=2.4～33.9倍），抗性风险有加剧的现象（Zhang *et al.*，2017）。到20世纪90年代，噻嗪酮逐渐成为我国稻田防治褐飞虱的主防药剂（于忠云等，1991）；2012–2016年检测结果显示，我国田间褐飞虱对噻嗪酮的抗性持续攀升，从高水平发展至极高抗性（RR=1 736倍）（Wu *et al.*，

2018）。自2005年起，吡蚜酮作为吡虫啉替代药剂，大规模的用来防治褐飞虱；2017–2021年，褐飞虱田间种群对吡蚜酮产生中等至高等水平抗性（Song *et al.*，2022）。

2010年后，氟啶虫胺腈和三氟苯嘧啶等新型药剂逐步应用，2013–2016年，褐飞虱对氟啶虫胺腈的抗性处于敏感至低等水平抗性状态（RR=0.8～6.8倍）（Liao *et al.*，2019）；2017–2023年来，褐飞虱对氟啶虫胺腈产生中等水平的抗性（RR=30.6倍），江苏稻区褐飞虱种群已对三氟苯嘧啶产生低水平抗性（RR=7.9倍）（周晨等，2024）。

根据历年农药抗性监测结果，褐飞虱已对多种杀虫剂产生不同程度的抗性，并呈持续发展趋势（图1）。截止到2024年，褐飞虱对吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮和吡蚜酮等药剂产生极高水平的抗性，具有快速积累、高位波动及长期维持的特点。在未来，氟啶虫胺腈和三氟苯嘧啶可能存在对褐飞虱抗性加剧的风险。

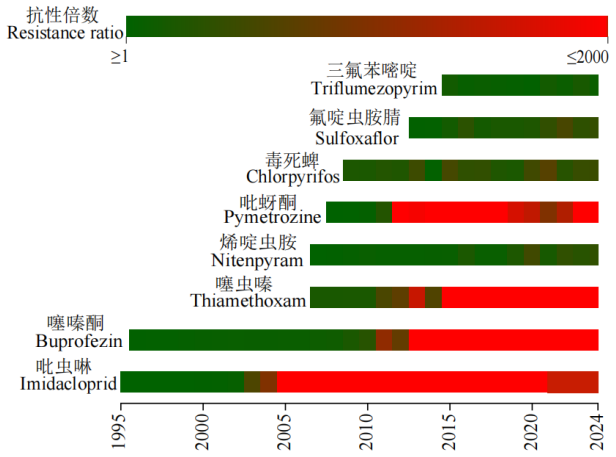

图1　褐飞虱抗性演变历程

Fig. 1　Evolution of resistance *Nilaparvata lugens*

注：图中绿色部分代表该时期杀虫剂防效良好，褐飞虱抗性水平低，红色部分代表该时期杀虫剂防效下降，褐飞虱抗性水平高。Note: Green areas indicated periods of high insecticide efficacy and low resistance in brown planthopper; red areas indicated reduced efficacy and elevated resistance.

1.2　白背飞虱的抗药性发展概况

自从20世纪80年代以来，由于杂交稻的大面积推广，导致白背飞虱上升为主要害虫（姚洪渭等，2002）。在此之后，白背飞虱对有机磷类和氨基甲酸酯这两类杀虫剂开始产生抗药性，抗性快速累积（刘泽文等，2002）；目前有机磷农药中的毒死蜱，仍在稻飞虱的防治中使用，白背飞虱对毒死蜱保持着中等至高水平抗性（RR=22～85倍）（任宗杰等，2024）。

自20世纪90年代以来，新烟碱类杀虫剂逐步在稻飞虱防控中占据主导地位。尽管吡虫啉已暂停用于褐飞虱防治，但在白背飞虱防治中仍持续应用（Liu *et al.*，2014）；2010–2021年，贵州地区和华中地区的白背飞虱对吡虫啉产生中等水平抗性，对噻虫嗪和烯啶虫胺均处于敏感至中等水平抗性（Jin *et al.*，2017；Huang *et al.*，2022）。噻嗪酮是昆虫生长调节剂，1993年噻嗪酮用于白背飞虱的防治（Zhang *et al.*，2017）；2010年后，白背飞虱对噻嗪酮的抗性迅速上升，江苏和浙江种群已经达到高水平抗性（Zhang *et al.*，2014）。自2009年氟虫腈被禁用以来，吡蚜酮逐渐成为白背飞虱防控的主要化学药剂，在湖北、安徽和湖南等地区因长期施用而导致白背飞虱产生极高抗性（RR=469.20～3 605.5倍）（Li *et al.*，2020），但近年常规监测结果显示，其在多数地区仍处于低至中等抗性水平（RR=6.3～19倍）（任宗杰等，2024）。

新型药剂中，白背飞虱田间种群对氟啶虫胺腈和三氟苯嘧啶的敏感性较高；2023年，对白背飞虱种群的抗性监测数据表明，白背飞虱对氟啶虫胺腈处于敏感至低水平抗性（RR=4.91～10.97倍），对三氟苯嘧啶处于敏感（RR=0.77～6.06倍）（Li *et al.*，2020）。

总体而言，白背飞虱的抗性演化速度明显低于褐飞虱。尽管抗性问题日益严峻，新烟碱类杀虫剂仍然是防治白背飞虱的重要手段，但要注意吡虫啉的使用，避免褐飞虱的抗性加剧。除对毒死蜱、噻嗪酮和吡蚜酮已表现出高水平抗性外，其他杀虫剂仍保持良好防效，应合理轮换作用机制不同的药剂，以延缓抗性的产生与发展（图2）。

1.3　灰飞虱的抗药性发展现状

在我国水稻害虫防控体系中，灰飞虱长期被视为次要害虫，通常在控制其他水稻害虫时顺带防治，对抗性问题的研究较为滞后（祝增荣等，2013）。自20世纪60年代有机磷类杀虫剂的使用，抗性逐步累积；2009–2011年，江苏、安徽和浙江种群对毒死蜱抗性倍数升至9.7～76.1倍（Ban *et al.*，2012）；2021–2022年灰飞虱对毒死蜱产生中等水平抗性（RR=14.9～28.3倍）（宋鑫宇等，2023）。

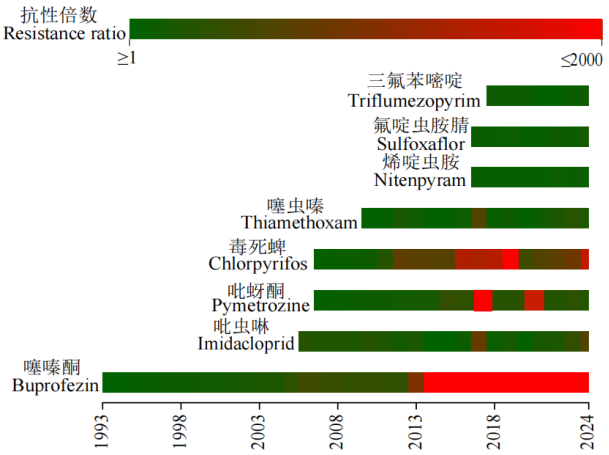

图2 白背飞虱抗性演变历程

Fig. 2 Evolution of resistance in *Sogatella furcifera*

注：图中绿色部分代表该时期杀虫剂防效良好，白背飞虱抗性水平低，红色部分代表该时期杀虫剂防效下降，白背飞虱抗性水平高。Note: Green areas indicated periods of high insecticide efficacy and low resistance in white-backed planthopper; red areas indicated reduced efficacy and elevated resistance.

在2000年后，新烟碱类药剂在防治灰飞虱中大量使用，导致抗性也迅速累积；2007年江苏无锡、浙江湖州种群对吡虫啉抗性达中等水平抗性（RR=44.6～78.6倍）（马崇勇等，2007）；2020年，山东地区的田间种群对部分新型新烟碱类药剂仍处于敏感至低抗水平，如吡虫啉（RR=3.44～17.48倍）、烯啶虫胺（RR=0.55～1.63倍）、噻虫嗪（RR=2.86～3.83倍）（Xue *et al.*，2022）。自2003年噻嗪酮应用以来，灰飞虱田间种群在四年内迅速演化出高水平抗性（马崇勇等，2007）；2020–2021年河南地区灰飞虱对噻嗪酮产生了中等水平的抗性（RR=14.9～91.1倍）（蔡玉彪等，2022）。吡蚜酮对灰飞虱具有较好的防效和持效期。2011年无锡和盐城种群对吡蚜酮产生低水平抗性（RR=5.5倍和5.3倍）（Ban *et al.*，2012）。2021–2022年在华东地区，灰飞虱对吡蚜酮仍保持敏感水平（RR=1.0～5倍），同时对新型杀虫剂三氟苯嘧啶对灰飞虱仍表现出较高敏感性（RR=0.5～2.3倍），对氟啶虫胺腈产生低等水平的抗性（RR=2.5～8.7倍）（宋鑫宇等，2023）。

在水稻的生长后期，3种稻飞虱经常混合发生，灰飞虱虽具有一定的迁飞能力，但迁飞距离相对较短，种群分布和抗性发展更受当地用药历史和农药选择压力的影响。整体而言，相较于褐飞虱和白背飞虱，灰飞虱对杀虫剂的抗性相对较低，因而应轮换使用吡蚜酮、烯啶虫胺、三氟苯嘧啶等不同作用机制的药剂（图3）。

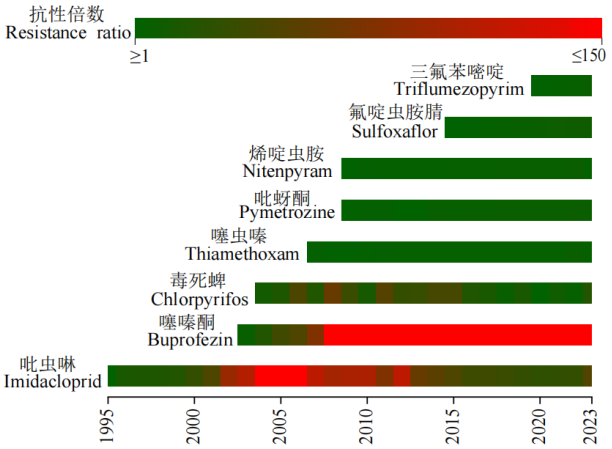

图3 灰飞虱抗性演变历程

Fig. 3 Evolution of resistance in *Laodelphax striatellus*

注：图中绿色部分代表该时期杀虫剂防效良好，灰飞虱抗性水平低，红色部分代表该时期杀虫剂防效下降，灰飞虱抗性水平高。Note: Green areas indicated periods of high insecticide efficacy and low resistance in brown planthopper; red areas indicated reduced efficacy and elevated resistance.

2 稻飞虱的抗药性机理

害虫对杀虫剂产生抗药性的机制主要包括行为趋避、表皮渗透降低、靶标不敏感、解毒代谢增强、加速排泄等（徐莉等，2020）。值得注意的是，由于昆虫具有不同抗性机制、抗性遗传方式（抗性基因的显隐性程度、抗性基因频率等）、不同表型的适合度，这些都会影响抗性的发展速度，导致抗性产生，增加治理难度（Tang *et al.*，2022）。

2.1 代谢抗性

2.1.1 细胞色素P450多功能氧化酶

P450基因家族是促进杀虫剂解毒代谢的重要基因（Pang *et al.*，2016）。在昆虫P450基因家族中，P450基因的上调表达通过增加相应蛋白的表达量和催化酶活性，从而显著提升对外源化合物的代谢效率（Liu *et al.*，2015）。稻飞虱不同物种间的P450基因数量存在显著差异，根据最新的P450基因数据库，褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱分别鉴定出70个、64个和68个P450基因（Wu *et al.*，2025）。

研究报道发现，褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱的同源P450基因在同一种农药（如吡虫啉）的调控中会因P450亚家族的稳定性差异而产生不同的抗性强度与演化模式（表1）。在褐飞虱中，*CYP6ER1*的过表达对吡虫啉、噻虫嗪、烯啶虫胺等新烟碱类杀虫剂中起重要作用（Elzaki *et al.*，2016；Sun *et al.*，2018；Mao *et al.*，2019）。此外，*CYP6CW1*和*CYP6AY1*在暴露于吡虫啉时表现出高表达（Zhang *et al.*，2016）。白背飞虱中，*CYP6CW1*、*CYP6AX3*及*CYP6ER4*等基因则在吡虫啉、毒死蜱及氟啶虫胺腈等药剂处理后显著上调（Wang *et al.*，2019；Ruan *et al.*，2021）；灰飞虱则通过*CYP6AY3v3*、*CYP306A2v2*、*CYP353D1v2*等基因的上调表达应对新烟碱类及有机磷杀虫剂压力（Elzaki *et al.*，2016）。

由此可见，大多数与抗性相关的基因在3种稻飞虱中均存在同源基因。尤其是*CYP6ER*s亚家族，在进化过程中表现出较高的不稳定性，这种不稳定性可能与其在3种稻飞虱间所呈现的杀虫剂抗性谱趋同和趋异有关（Lin *et al.*，2025）。此外，不同P450亚家族的同源基因在赋予抗性能力方面也存在一定相似性，表明不同的稻飞虱具备对同一种农药产生代谢抗性的潜力。

表1　三种稻飞虱中细胞色素P450基因在杀虫剂抗性中的过量表达

Table 1　Overexpression of cytochrome P450 genes in insecticide resistance in three rice planthopper species

杀虫剂 Insecticide	褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	白背飞虱 *Sogatella furcifera*	灰飞虱 *Laodelphax striatellu*	参考文献 References
吡虫啉 Imidacloprid	*NlCYP6ER1* *NlCYP6AY1* *NlCYP6CS1* *NlCYP6CW1*	*SfCYP6AY3* *SfCYP6CS3* *SfCYP6CW1* *SfCYP6AX3*	*LsCYP353D1v2* *LsCYP4C71* *LsCYP6AY3v2*	Elzaki *et al.*，2016； Zhang *et al.*，2016； Yang *et al.*，2018
噻虫嗪 Thiamethoxam	*NlCYP6ER1* *NlCYP6CS1*	–	–	Sun *et al.*，2018； Wu *et al.*，2018
噻嗪酮 Buprofezin	*NlCYP6AY1* *NlCYP6ER1* *NlCYP425A1*	*CYP6FU1* *CYP4DD1*	*LsCYP353D1v2* *LsCYP6CW1*	Ali *et al.*，2019； Zeng *et al.*，2023； Zhang *et al.*，2017
毒死蜱 Chlorpyrifos	*NlCYP6AY1* *NlCYP6ER1*	*SfCYP6ER4* *SfCYP6CS3* *SfCYP408A3*	*LsCYP6AY3v2* *LsCYP353D1v2* *LsCYP306A1*	Ruan *et al.*，2021； Xu *et al.*，2020
吡蚜酮 Pymetrozine	*NlCYP6CS1* *NlCYP301B1*	*SfCYP6FJ3*	*LsCYP6CW1*	Gong *et al.*，2023； Wang *et al.*，2021； Zhang *et al.*，2017
烯啶虫胺 Nitenpyram	*NLCYP6ER1*	–	–	Mao *et al.*，2019
氟啶虫胺腈 Sulfoxaflor	*NlCYP6ER1*	*SfCYP6ER4* *SfCYP4FD2*	–	Liao *et al.*，2019； Wang *et al.*，2019
三氟苯嘧啶 Triflumezopyrim	–	*Sf CYPSF01*	*LsCYP419A1* *LsCYP353D1v2*	Gong *et al.*，2022； Wen *et al.*，2022

注：“–”表示相关信息未在文献中明确提及。Note: “–” indicated information not explicitly mentioned in the literature.

2.1.2 谷胱甘肽S-转移酶

谷胱甘肽S-转移酶（Glutathione S-transferase，GST）是昆虫中重要的代谢抗性酶（Ketterman *et al.*，2011）。在3种稻飞虱中，GST亚家族在数量与表达模式上存在一定差异，不同亚家族结构整体表现出高度的保守性（Pavlidi *et al.*，2018）。

3种稻飞虱之间存在大量的同源GST基因组（表2），尤其在Zeta亚家族基因（如*NlGSTz1*、

*LsGSTz1*和*SfGSTz1*）进化上高度保守。例如：褐飞虱在暴露于吡虫啉时，主要上调*NlGSTs1*、*NlGSTs2*、*NlGSTe1*和*NlGSTm1*基因（Yang *et al.*，2020）；白背飞虱则在暴露于特定药剂时上调*SfGSTz1*（Zhou *et al.*，2018）；而灰飞虱则主要通过上调*LsGSTe1*、*LsGSTm*和*LsGSTo1*应对毒死蜱的暴露（Zhou *et al.*，2012）。这表明，尽管这些GST基因在不同物种中具有相似的功能角色，但在面对不同杀虫剂的选择压力时，它们可能展现出功能上的差异和可塑性。

表2 三种稻飞虱与杀虫剂抗药性相关的谷胱甘肽S-转移酶

Table 2 Glutathione S-transferases associated with insecticide resistance in three rice planthopper species

昆虫种类 Insect species	杀虫剂 Insecticide	谷胱甘肽S—转移酶 *GSTs*	参考文献 References
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	吡虫啉 Imidacloprid	*NlGSTe1*、*NGSTm1*、*NlGSTS1*、*NlGSTS2*	Yang *et al.*，2020
	毒死蜱 Chlorpyrifos	*NlGSTe1*、*NlGSTm2*	Zhou *et al.*，2013
	氟虫腈 Fipronil	*NlGSTd1*、*NlGSTe1*、*NlGSTs1*、*NlGSTs2*	Gao *et al.*，2021
	烯啶虫胺 Nitenpyram	*NlGSTD2*	Yang *et al.*，2024
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	吡虫啉 Imidacloprid	*SfGSTe1*	Zhou *et al.*，2018
	三氟苯嘧啶 Triflumezopyrim	*SfGSTd2*	Ma *et al.*，2024
灰飞虱 *Laodelphax striatellu*	吡虫啉 Imidacloprid	*LsGSTe1*、*LsGSTm*、*LsGSTo*	Zhou *et al.*，2012
	毒死蜱 Chlorpyrifos	*LsGSTe1*、*LsGSTo1*、*LsGSTs2*、*LsGSTs3*	Zhou *et al.*，2013

2.1.3 其它解毒代谢机制

除了上述解毒酶外，稻飞虱还依赖多种解毒代谢机制介导杀虫剂抗性。羧酸酯酶（Carboxylesterase，CarE）的高表达在3种稻飞虱中普遍存在，参与对多种杀虫剂的初步解毒过程。在褐飞虱中，沉默CarE可显著恢复其对毒死蜱的敏感性（Lu *et al.*，2022）；白背飞虱中，CarE可在杀虫剂到达靶标前降低其对乙酰胆碱酯酶的作用，从而增强抗性（Zhou *et al.*，2019）；灰飞虱中的*LsCarE1*则具有广谱代谢能力，可能是其交互抗性形成的关键因素之一（王芮等，2017）。此外，CarE基因的突变也可能参与了褐飞虱对毒死蜱抗性的进化（Zhang *et al.*，2019）。

UDP-糖基转移酶（UDP-glycosyltransferase，UGT）也参与稻飞虱的解毒过程。在褐飞虱中，*UGT386H2*、*UGT386J2*、*UGT386N2*和*UGT386P1*基因在中肠和脂肪体中高表达，并在毒死蜱胁迫下显著上调（Yang *et al.*，2023）；RNAi实验证实，白背飞虱中*SfUGT35A1*的过表达参与了对三氟苯嘧啶和噻虫胺的抗性形成，进一步揭示了UGT类酶在白背飞虱代谢解毒过程中的关键作用（Ma *et al.*，2024）。

此外，腺苷三磷酸结合盒转运蛋白（ATP-binding cassette transporter，ABC转运蛋白）能将杀虫剂等外源物质排出细胞，在昆虫对杀虫剂的抗性形成中发挥着重要作用。研究显示，褐飞虱中*ABCG12*在暴露于多种杀虫剂（如氟啶虫胺腈、烯啶虫胺、噻虫胺等）后显著上调（Li *et al.*，2020）；灰飞虱中多个ABC基因也在抗毒死蜱、溴氰菊酯和吡虫啉品系中过表达（Sun *et al.*，2017）。

2.2 靶标抗性

2.2.1 烟碱型乙酰胆碱受体

烟碱型乙酰胆碱受体（Nicotinic acetylcholine receptor，nAChR）是昆虫中枢神经系统中介导胆碱能神经传导的关键受体，新烟碱类杀虫剂能激活这些受体，导致神经兴奋和死亡（Liu *et al.*，2008）。nAChR主要通过突变和过表达对农药产生抗性作用（表3）。例如，*Nlα1*和*Nlα3*亚基中保守位点Y151S的氨基酸突变证实是高抗性的重要原因（Liu *et al.*，2005）；此外，nAChR-7-like基因的多个错义突变也与抗性密切，这些突变还增强褐飞虱对抗虫水稻品种IR36的致病性（Pang *et al.*，2024）。

除了基因突变外，nAChR亚基的表达变化也是导致抗性形成的重要机制。例如，*Nlα8*亚基表达量的降低可赋予褐飞虱对吡虫啉的抗性；同时，*Nlα10*和*Nlβ1*亚基的上调以及*Nlβ2*亚基的下调则与新烟碱类杀虫剂的暴露密切相关（Zhang *et al.*，2015）。

表3 三种稻飞虱杀虫剂作用的nAChR亚基

Table 3 nAChR subunits targeted by insecticides in three rice planthopper species

昆虫种类Insect species	杀虫剂Insecticide	亚基Subunits	参考文献References
褐飞虱*Nilaparvata lugens*	吡虫啉Imidacloprid	*Nlα1*、*Nlα2*、*Nlα3*、*Nlα8*、*Nlα10*、*Nlβ1*、*Nlβ2*	Liu *et al.*，2005；Yao *et al.*，2009；Zhang *et al.*，2015
	氟啶虫胺腈Sulfoxaflor	*Nlα4*、*Nlα10*、*Nlβ1*	Zhao *et al.*，2025；Chen *et al.*，2025
白背飞虱*Sogatella furcifera*	三氟苯嘧啶Triflumezopyrim	*Sfα1*、*Sfα2*、*Sfα8*、*Sfβ1*	Zhang *et al.*，2025
灰飞虱*Laodelphax striatellu*	吡虫啉Imidacloprid	*Lsα1*、*Lsβ1*、*Lsβ3*	Zhang *et al.*，2018

2.2.2 乙酰胆碱酯酶

乙酰胆碱酯酶（Acetylcholine，AChE）是有机磷和氨基甲酸酯的靶标。昆虫体内普遍存在AchEs两种，即*AChE1*和*AChE2*，其中*AChE1*是与抗性密切相关的主要酶型，具有高表达和突变倾向（Kim *et al.*，2013）。表4概括了3种稻飞虱对毒死蜱相关的AchE的突变位点。

表4 三种稻飞虱抗毒死蜱相关的AchE基因突变

Table 4 AChE gene mutations related to chlorpyrifos resistance in three rice planthopper species

物种 Species	突变位点 Mutation position	参考文献 References
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	G119A/S、F/Y330S、F331H、I332L	Kwon *et al.*，2012；Zhang *et al.*，2017
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	Ser298Pro	He *et al.*，2015
灰飞虱 *Laodelphax striatellu*	F439H	Zhang *et al.*，2013

2.2.3 γ-氨基丁酸

γ-氨基丁酸（γ-aminobutyric Acid，GABA）是脊椎动物和无脊椎动物中重要的抑制性神经递质，通过与突触后膜上的GABA受体（主要为GABAA型）结合发挥作用（Buckingham *et al.*，2005）。GABA受体是氟虫腈等杀虫剂的重要作用位点（Li *et al.*，2006）。例如：褐飞虱GABAR中的RDL（Resistant to Dieldrin）亚基能形成功能性的GABA门控氯离子通道，RDL发生突变会导致褐飞虱对苯基吡唑类杀虫剂的敏感性降低（Zhang *et al.*，2016）；GABA受体基因A2′N点突变可导致白背飞虱和灰飞虱对氟虫腈敏感性显著降低（Gao *et al.*，2014）。

2.3 其他抗性

2.3.1 行为抗性

行为抗性（Behavioral resistance）是指昆虫改变行为模式来避开或减少杀虫剂暴露。抗性表现为昆虫能够主动避免，或者改变行为模式以减少与杀虫剂的接触。例如，稻飞虱通过迁飞或选择产卵在药效期过后的稻株来避免杀虫剂的毒害，高抗性种群的生活史参数（如发育速率、繁殖力）也与抗性形成存在协同演化关系（Hubbard *et al.*，2024）。

2.3.2 隔离抗性

隔离抗性主要通过物理隔离来减少杀虫剂的作用，褐飞虱通过表达气味结合蛋白（Odorant binding protein，OBP）（如OBP5）来隔离氯氰菊酯及其代谢物，减少杀虫剂对神经系统的毒性作用。此外，OBP5的过表达是由转录因子*Lim1β*调控的，促进褐飞虱对氯氰菊酯的抗性（Deng *et al.*，2025）。

2.4 共生菌与稻飞虱抗药性

昆虫-共生菌-植物的三者互作关系是目前昆虫学的研究热点之一。共生菌广泛参与宿主的营养补偿、繁殖调控、免疫调节以及对环境胁迫（包括杀虫剂）的适应（McFall-Ngai *et al.*，2013）。昆虫与共生菌之间的关系分为专性（必需）或兼性（非必需）。专性共生菌通常通过提供必需营养元素为宿主的繁殖发挥作用，并通过垂直传播与宿主实现共同进化（Wernegreen *et al.*，2002）。与专性共生菌相比，兼性共生菌并非宿主生存的必需品，而是为宿主提供抗逆性、调节繁殖、解毒等优势，并具有一定的水平传播能力，使宿主能够实现多样化并获得新的性状（Dale *et al.*，2006）。在稻飞虱中，沃尔巴克菌*Wolbachia*是3种稻飞虱中唯一普遍检测到的共生细菌（甘波谊等，2002）（表5）。共生菌能通过提高稻飞虱CYP450

酶系活性来增强稻飞虱抗药性。如*Wolbachia*通过上调褐飞虱解毒酶基因*NlCYP4CE1*的表达量来促进褐飞虱对吡虫啉的解毒代谢（Cai *et al.*，2021）；杀雄菌属*Arsenophonus*能降低褐飞虱对吡虫啉的抗性，这可能与褐飞虱感染该菌后*CYP6AY1*和UDP-糖基转移酶等基因的表达下调有关（Pang *et al.*，2018；Cai *et al.*，2024）。

表5 三种稻飞虱共生微生物对杀虫剂的影响

Table 5 Effects of symbiotic microorganisms on insecticide resistance in three rice planthopper species

寄主 Insect host	共生菌 Symbiont	共生体/昆虫品系 Symbiont/Strain	杀虫剂 Insecticide	参考文献 References
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	沃尔巴克菌*Wolbachia*	–	吡虫啉Imidacloprid	Cai *et al.*，2021
	杀雄菌属*Arsenophonus*	N型N-type strain	吡虫啉Imidacloprid	Pang *et al.*，2018
		–	黄绿绿僵菌 *Metarhizium flavoviride*	朱欢欢等，2017
	粘质沙雷氏菌*Serratia marcescens*	B品系B strain	噻嗪酮Buprofezin	Zeng *et al.*，2023
	耶氏酵母属*Yarrowia lipolytica*	–	吡虫啉Imidacloprid	李娜等，2010
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	沃尔巴克菌*Wolbachia*	–	–	Zhang *et al.*，2021
	胞内共生菌*Cardinium*	–	–	Zhang *et al.*，2012
灰飞虱 *Laodelphax striatellu*	沃尔巴克菌*Wolbachia*	BR品系BR strain	噻嗪酮Buprofezin	Li *et al.*，2018
	胞内共生菌*Cardinium*	BR品系BR strain	噻嗪酮Buprofezin	Li *et al.*，2018

注：“–”表示相关信息未在文献中明确提及。Note: “–” indicated information not explicitly mentioned in the literature.

2.5 抗性遗传方式与适合度代价

抗性遗传方式决定昆虫种群的传播效率和演化路径，适合度代价在很大程度上调控着抗性基因在昆虫种群的稳定性与维持水平（刘欢等，2016）。在抗性治理实践中，褐飞虱对吡虫啉和烯啶虫胺的抗性均为常染色体不完全显性遗传，烯啶虫胺为多基因控制伴随适合度代价（Wang *et al.*，2009）；灰飞虱对吡虫啉抗性的发展可能是由隐性遗传或多基因调控控制的（Zhang *et al.*，2018）。

抗性通常伴随适合度代价，即抗性种群在无药剂压力下表现出生长发育缓慢、繁殖能力下降等（刘凤沂等，2008）。在无药剂的选择压力下，早期产生抗药性的昆虫种群因抗药性产生的适合度下降，但是随着时间的推移，适合度被逐渐恢复或弥补（Gul *et al.*，2023）。已有研究表明，褐飞虱在对吡虫啉、烯啶虫胺、氟啶虫胺腈和三氟苯嘧啶等药剂产生抗性后，普遍表现出生物适合度下降，包括若虫存活率、羽化率、产卵量、卵孵化率及雌成虫寿命的降低，以及成虫前期和产卵前期的延长（Liu *et al.*，2006；Zhang *et al.*，2018；Qin *et al.*，2021）。然而，过氧化物还原酶基因（*NlPrx*）可通过顺式上调增强抗氧化能力，有助于清除因*CYP6ER1*和*CYP6AY1*过度表达积累的活性氧（ROS），从而缓解部分抗性突变带来的适合度代价，使得褐飞虱的抗性表型在田间种群中稳定增长（Pang *et al.*，2021）。

2.6 交互抗性机制

交互抗性是指昆虫对一种杀虫剂产生抗性后，同时对未使用过的、具有类似结构或作用机制的药剂产生抗性的现象（Carriére *et al.*，2001）。作用机制相同或结构功能相似的杀虫剂之间容易产生交互抗性，但作用机理不同的杀虫剂之间也存在交互抗性现象（廖逊等，2019）。

研究报道，褐飞虱抗噻虫胺种群对新烟碱类的吡虫啉、噻虫嗪、呋虫胺、环氧虫啶、氟啶虫胺腈和异丙威均产生交互抗性，对毒死蜱、噻嗪酮和三氟苯嘧啶无交互抗性，并且对呋虫胺表现出一定的交互抗性（Zhao *et al.*，2011）。田间采集的抗毒死蜱白背飞虱种群对噻嗪酮和氟啶虫胺腈均产生交互抗性，但对三氟苯嘧啶和呋虫胺均无交互抗性（Mu *et al.*，2016；Ruan *et al.*，2021）；此外，抗噻嗪酮的白背飞虱种群对毒死蜱、噻虫

胺、吡虫啉、呋虫胺、环氧虫啶和氟啶虫胺腈等13种杀虫剂均无交互抗性（Ali *et al.*，2019；Liao *et al.*，2019）；目前抗三氟苯嘧啶的褐飞虱种群对吡虫啉、烯啶虫胺、噻虫嗪、呋虫胺、氟啶虫酰胺、吡蚜酮和溴虫腈等杀虫剂均未表现出交互抗性（Wen *et al.*，2022）；灰飞虱的交互抗性研究相对较少。

此外，稻飞虱对农药的抗性发展也有可能导致抗虫水稻产生交互抗性，原本旨在控制稻飞虱的抗虫水稻品种可能因稻飞虱的抗性进化而逐渐失去效果，这对害虫管理和抗虫作物的培育提出了新的挑战（Pang *et al.*，2024）。

3 总结与展望

综上所述，褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱已对对多种药剂产生了抗药性。其中，噻嗪酮因长期使用且防效较好，可能导致3种稻飞虱普遍产生高水平抗性。因此，建议在实际生产中暂停使用该药剂。可考虑轮换使用氟啶虫胺腈、三氟苯嘧啶等新型作用机制的药剂。在3种稻飞虱中，褐飞虱是当前抗性水平最高，抗性发展速度最快的，尤其对新烟碱类杀虫剂表现出显著抗性。尽管烯啶虫胺对褐飞虱的防治效果相对较好，鉴于其抗性上升的潜在风险，应谨慎使用，以避免抗性迅速上升；白背飞虱对噻嗪酮、毒死蜱和吡蚜酮等药剂表现出高水平抗性，但对新烟碱药剂仍具有较好的防效；随着新型药剂的推广，灰飞虱对新烟碱类杀虫剂的抗性有所减弱，但对噻嗪酮的高抗性仍未缓解。在防治白背飞虱和灰飞虱中，应该避免使用吡虫啉，防止加剧褐飞虱的抗性发展，应轮换不同作用机理的杀虫剂。因此，进行杀虫剂抗药性治理（Insecticide resistance management，IRM）就变得尤为重要。

近年来，多组学技术的发展使得我们能够从分子层面系统理解稻飞虱对杀虫剂的抗性机制。针对当前稻飞虱田间抗药性加剧且复杂化的问题，未来研究可结合基因组高通量测序进一步筛选抗药性监测靶标，结合新型时空转录组学和表观组学技术构建稻飞虱关键抗性基因的表达调控网络（包括表观遗传调控），结合新型纳米材料技术开发精准RNA农药等，这些研究的开展将进一步揭示稻飞虱抗药性进化的分子基础并为替代防治手段开发提供依据。此外，在实际中，应进一步融合精准化学防治（减量增效）、生物防治（如天敌昆虫、微生物农药）、农业防治（如抗虫品种选育、生态调控技术）等多种手段，探索并构建稻飞虱的综合防控体系，以实现稻飞虱的可持续治理。

参考文献（References）

Ali E, Mao KK, Liao X, *et al*. Cross-resistance and biochemical characterization of buprofezin resistance in the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2019, 158: 47-53.

APRD. Arthropod Pesticide Resistance Database_Michigan State University [EB/OL]. [5 May 2025]. https://www.pesticideresistance.org.

Ban LF, Zhang S, Huang ZY, *et al*. Resistance monitoring and assessment of resistance risk to pymetrozine in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2012, 105 (6): 2129-2135.

Bass C, Denholm I, Williamson MS, *et al*. The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2015, 121: 78-87.

Buckingham SD, Biggin PC, Sattelle BM, *et al*. Insect GABA receptors: Splicing, editing, and targeting by antiparasitics and insecticides [J]. *Molecular Pharmacology*, 2005, 68 (4): 942-951.

Cai TW, Nadal-Jimenez P, Gao YY, *et al*. Insecticide susceptibility in a planthopper pest increases following inoculation with cultured *Arsenophonus* [J]. *The ISME Journal*, 2024, 18 (1): 194.

Cai TW, Zhang YH, Liu Y, *et al*. Wolbachia enhances expression of *NlCYP4CE1* in *Nilaparvata lugens* in response to imidacloprid stress [J]. *Insect Sci.*, 2021, 28 (2): 355-362.

Cai YB, Dou T, Gao FT, *et al*. Resistance monitoring of the field populations of *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) to twelve insecticides in Henan Province of China [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2022, 24 (3): 483-491. [蔡玉彪, 窦涛, 高富涛, 等. 河南省灰飞虱田间种群对12种杀虫剂的抗性现状分析 [J]. 农药学学报, 2022, 24 (3): 483-491]

Carriére Y, Tabashnik B. Reversing insect adaptation to transgenic insecticidal plants [J]. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2001, 268 (1475): 1475-1480.

Chen XY, Zhao XY, Lu WY, *et al*. Both insertion mutation and low expression of nicotinic acetylcholine receptor Nlα4 subunit are associated with sulfoxaflor resistance in *Nilaparvata lugens* [J]. *Pest Management Science*, 2025, 8825.

Dale C, Moran NA. Molecular interactions between bacterial symbionts and their hosts [J]. *Cell*, 2006, 126 (3): 453-465.

Deng MQ, Xu XY, Huang XD, *et al*. Mechanistic exploration of odorant binding protein-mediated chlorpyrifos resistance in *Nilaparvata lugens*: Insights from insecticide sequestration and transcriptional

regulation [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025, 284: 138108.

Elzaki MEA, Zhang W, Feng A, *et al*. Constitutive overexpression of cytochrome P450 associated with imidacloprid resistance in *Laodelphax striatellus* (Fallén) [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (5): 1051–1058.

Gan BY, Zhou WG, Feng LB, *et al*. Infection of *Wolbachia* in three planthopper species in China [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, 1 (45): 14–17. [甘波谊, 周伟国, 冯丽冰, 等. 沃尔巴克氏体在中国三种稻飞虱中的感染 [J]. 昆虫学报, 2002, 45 (1): 14–17]

Gao CF, Chen Y, Dong YX, *et al*. Mechanism of fipronil resistance in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Entomological Science*, 2014, 49 (1): 1–10.

Gao HL, Lin XM, Yang BJ, *et al*. The roles of GSTs in fipronil resistance in *Nilaparvata lugens*: Over-expression and expression induction [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2021, 177: 104880.

Gong CW, Liu D, Wang QL, *et al*. Metabolic resistance of *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) toward pymetrozine Involves the overexpression of *CYP6FJ3* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71 (39): 14179–14191.

Gong CW, Ruan YW, Zhang YM, *et al*. Resistance of *Sogatella furcifera* to triflumezopyrim mediated with the overexpression of *CYPSF01* which was regulated by nuclear receptor USP [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, 238: 113575.

Gul H, Gadratagi BG, Güncan A, *et al*. Fitness costs of resistance to insecticides in insects [J]. *Frontiers in Physiology*, 2023, 14: 1238111.

He M, Ai ZX, Jiang ZQ, *et al*. Biochemistry and molecular characterisation of chlorpyrifos resistance in field strains of the white - backed planthopper *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Austral Entomology*, 2015, 54 (4): 376–384.

Huang HJ, Lu JB, Li Q, *et al*. Combined transcriptomic/proteomic analysis of salivary gland and secreted saliva in three planthopper species [J]. *Journal of Proteomics*, 2018, 172: 25–35.

Huang R, Meng HR, Wan H, *et al*. Field evolution of insecticide resistance against *Sogatella furcifera* (Horváth) in Central China, 2011–2021 [J]. *Agronomy*, 2022, 12 (10): 2588.

Jin JX, Jin DC, Li WH, *et al*. Monitoring trends in insecticide resistance of field populations of *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) in Guizhou Province, China, 2012–2015 [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2017, 110 (2): 641–650.

Ketterman AJ, Saisawang C, Wongsantichon J. Insect glutathione transferases [J]. *Drug Metabolism Reviews*, 2011, 43 (2): 253–265.

Kim YH, Lee SH. Which acetylcholinesterase functions as the main catalytic enzyme in the class insecta? [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, 43 (1): 47–53.

Kuai P, Lou YG. Research advances in biology, ecology and management of rice planthoppers [J]. *Journal of Zhejiang University* (Agriculture & Life Sciences), 2022, 48 (6): 692–700. [蒯鹏, 娄永根. 稻飞虱生物学、生态学及其防控技术研究进展 [J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2022, 48 (6): 692–700]

Kwon DH, Cha DJ, Kim YH, *et al*. Cloning of the acetylcholinesterase 1 gene and identification of point mutations putatively associated with carbofuran resistance in *Nilaparvata lugens* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2012, 103 (2): 94–100.

Li AG, Yang YH, Wu SW, *et al*. Investigation of resistance mechanisms to fipronil in *diamondback moth* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *J. Econ. Entomol.*, 2006, 99 (3): 914–919.

Li N, Chen JM, Zhang JF, *et al*. Comparison for activities of detoxifying enzymes in resistant-and susceptible-imidacloprid endosymbiotic strains of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2010, 22 (5): 653–659. [李娜, 陈建明, 张珏锋, 等. 褐飞虱共生菌抗吡虫啉菌株和敏感菌株解毒酶活性的比较 [J]. 浙江农业学报, 2010, 22 (5): 653–659]

Li WH, Mao KK, Liu CY, *et al*. Resistance monitoring and assessment of the control failure likelihood of insecticides in field populations of the whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth) [J]. *Crop Protection*, 2020, 127: 104973.

Li YT, Liu XD, Guo HF, *et al*. Variations in endosymbiont infection between buprofezin-resistant and susceptible strains of *Laodelphax striatellus* (Fallén) [J]. *Current Microbiology*, 2018, 75: 709–715.

Li Z, Cai TW, Qin Y, *et al*. Transcriptional response of ATP-Binding Cassette (ABC) transporters to insecticide in the Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *Insects*, 2020, 11 (5): 280.

Liao X, Ali E, Li WH, *et al*. Sublethal effects of sulfoxaflor on the development and reproduction of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *Crop Protection*, 2019, 118: 6–14.

Liao X, Jin RH, Zhang XL, *et al*. Characterization of sulfoxaflor resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *Pest Management Science*, 2019, 75 (6): 1646–1654.

Liao X, Wan H, Li JH. Research progress on insecticides resistance in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2019, 21 (Z1): 718–728. [廖逊, 万虎, 李建洪. 褐飞虱对杀虫剂抗性研究进展[J]. 农药学学报, 2019, 21 (Z1): 718–728]

Liao X, Xu PF, Gong PP, *et al*. Current susceptibilities of brown planthopper *Nilaparvata lugens* to triflumezopyrim and other frequently used insecticides in China [J]. *Insect Science*, 2021, 28 (1): 115–126.

Lin K, Wu HX, Li ZS, *et al*. Phylogenetic and toxicogenomic profiling of CYPomes to elucidate convergent and divergent insecticide resistance profiles in three rice planthopper species [J]. *Journal of Pest Science*, 2025, 1–16

Liu FY, Xu ZP, Bo XP, *et al*. The relationship between insect resistance and fitness [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 3: 374–378. [刘凤沂, 须志平, 薄仙萍, 等. 昆虫抗药性与适合度 [J]. 昆虫知识, 2008, 3: 374–378]

Liu H, Lu YY. Improvement on the index of relative fitness in resistant population of insects [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2016, 38 (2): 393–400. [刘欢, 陆永跃. 昆虫抗药性种群相对适合度指标的改进 [J]. 环境昆虫学报, 2016, 38 (2): 393–400]

Liu N, Li M, Gong Y, *et al*. Cytochrome P450s–Their expression,

regulation, and role in insecticide resistance [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2015, 120: 77-81.

Liu Z, Williamson MS, Lansdell SJ, *et al*. A nicotinic acetylcholine receptor mutation conferring target-site resistance to imidacloprid in *Nilaparvata lugens* (brown planthopper) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences-PNAS*, 2005, 102 (24): 8420-8425.

Liu ZW, Dong Z, Wang YZ, *et al*. Susceptibilities of brown planthopper and white backed planthopper from Anqing [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2002, 4: 488-489. [刘泽文, 董钊, 王荫长, 等. 安庆地区褐飞虱、白背飞虱抗药性监测 [J]. 安徽农业科学, 2002, 4: 488-489]

Liu ZW, Han ZJ. Fitness costs of laboratory - selected imidacloprid resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål [J]. *Pest Management Science*, 2006, 62 (3): 279-282.

Liu ZW, Wu JC, Zhang YX, *et al*. Mechanisms of rice planthopper resistance to insecticides [J]. *Rice Planthoppers: Ecology, Management, Socio Economics and Policy*, 2015, 117-141.

Liu ZW, Yao XM, Zhang YX. Insect nicotinic acetylcholine receptors (nAChRs): Important amino acid residues contributing to neonicotinoid insecticides selectivity and resistance [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2008, 7 (25): 4935-4939.

Lu K, Li YM, Xiao TX, *et al*. The metabolic resistance of *Nilaparvata lugens* to chlorpyrifos is mainly driven by the carboxylesterase *CarE17* [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, 241: 113738.

Ma CY, Gao CF, Wei HJ, *et al*. Resistance and susceptibility to several groups of insecticides in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, 21 (5): 555-558. [马崇勇, 高聪芬, 韦华杰, 等. 灰飞虱对几类杀虫剂的抗性和敏感性 [J]. 中国水稻科学, 2007, 21 (5): 555-558]

Ma YM, Gong CW, Wang QL, *et al*. Resistance toward triflumezopyrim related to overexpression of *SfUGT35A1* and *SfGSTd2* in *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2024, 72 (45): 24953-24966.

Mao KK, Zhang XL, Ali E, *et al*. Characterization of nitenpyram resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2019, 157: 26-32.

McFall-Ngai M, Hadfield MG, Bosch TCG, *et al*. Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences [J]. *Biological Sciences*, 2013, 110 (9): 3229-3236.

Mu XC, Zhang W, Wang LX, *et al*. Resistance monitoring and cross-resistance patterns of three rice planthoppers, *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus* to dinotefuran in China [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2016, 134: 8-13.

Pang R, Chen M, Liang ZK, *et al*. Functional analysis of *CYP6ER1*, a P450 gene associated with imidacloprid resistance in *Nilaparvata lugens* [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 34992.

Pang R, Chen M, Yue L, *et al*. A distinct strain of *Arsenophonus* symbiont decreases insecticide resistance in its insect host [J]. *PLoS Genet*, 2018, 14 (10): e1007725.

Pang R, Li SH, Chen WW, *et al*. Insecticide resistance reduces the profitability of insect-resistant rice cultivars [J]. *Journal of Advanced Research*, 2024, 60: 1-12.

Pang R, Xing K, Yuan LY, *et al*. Peroxiredoxin alleviates the fitness costs of imidacloprid resistance in an insect pest of rice [J]. *PLoS Biology*, 2021, 19 (4): e3001190.

Pavlidi N, Vontas J, Van Leeuwen T. The role of glutathione S-transferases (GSTs) in insecticide resistance in crop pests and disease vectors Nena Pavlidi1, John Vontas2, 3 and Thomas Van Leeuwen1, 4 [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2018, 27: 97-102.

Qin Y, Xu PF, Jin RH, *et al*. Resistance of *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) to triflumezopyrim: Inheritance and fitness costs [J]. *Pest Manag. Sci.*, 2021, 77 (12): 5566-5575.

Ren ZJ, Guo YW, Wang YP, *et al*. Monitoring, evaluation and control countermeasures of agricultural pest resistance in China in 2023 [J]. *China Plant Protection*, 2024, 44 (5): 69-76. [任宗杰, 郭永旺, 王云鹏, 等. 2023年全国农业有害生物抗药性监测结果与治理对策 [J]. 中国植保导刊, 2024, 44 (5): 69-76]

Ruan YW, Wang XG, Xiang X, *et al*. Status of insecticide resistance and biochemical characterization of chlorpyrifos resistance in *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) in Sichuan Province, China [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2021, 171: 104723.

Song XY, Peng YX, Wang LX, *et al*. Monitoring, cross - resistance, inheritance, and fitness costs of brown planthoppers, *Nilaparvata lugens*, resistance to pymetrozine in China [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78 (10): 3980-3987.

Song XY, Zhang WJ, Liu YT, *et al*. Resistance monitoring of *Laodelphax striatellus* from four regions in eastern China to eight insecticides [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2023, 25 (4): 960-968. [宋鑫宇, 张文静, 刘雅婷, 等. 华东4地区灰飞虱对8种杀虫剂的抗性监测 [J]. 农药学学报, 2023, 25 (4): 960-968]

Sun H, Pu J, Chen F, *et al*. Multiple ATP-binding cassette transporters are involved in insecticide resistance in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2017, 26 (3): 343-355.

Sun JZ, Fang JC, Xia LR, *et al*. Studies on the insecticidal activity of imidacloprid and its application in paddy fields against the brown planthopper, *Nilapavarta lugens* (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1996, 39 (1): 37-45.

Sun XQ, Gong YH, Ali S, *et al*. Mechanisms of resistance to thiamethoxam and dinotefuran compared to imidacloprid in the brown planthopper: Roles of cytochrome P450 monooxygenase and a P450 gene *CYP6ER1* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2018, 150: 17-26.

Tang B, Xu K, Liu Y, *et al*. A review of physiological resistance to insecticide stress in *Nilaparvata lugens* [J]. *3 Biotech*, 2022, 12 (3): 84.

Wang LX, Tao S, Zhang Y, *et al*. Mechanism of metabolic resistance to pymetrozine in *Nilaparvata lugens*: over-expression of cytochromeP450 *CYP6CS1* confers pymetrozine resistance [J]. *Pest*

Management Science, 2021, 77 (9): 4128-4137.

Wang P, Ning ZP, Zhang S, *et al*. Resistance monitoring to conventional insecticides in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) in main rice growing regions in China [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2013, 27 (2): 191-197. [王鹏, 甯佐苹, 张帅, 等. 我国主要稻区褐飞虱对常用杀虫剂的抗性监测 [J]. 中国水稻科学, 2013, 27 (2): 191-197]

Wang R, Zhang HM, Deng L, *et al*. Carboxylesterase *LsCarE1* mediates insecticide resistance in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (9): 1006-1012. [王芮, 张浩淼, 邓蕾, 等. 灰飞虱羧酸酯酶*LsCarE1*介导杀虫剂抗性 [J]. 昆虫学报, 2017, 60 (9): 1006-1012]

Wang XG, Ruan YW, Gong CW, *et al*. Transcriptome analysis of *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae) in response to sulfoxaflor and functional verification of resistance-related P450 genes [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (18): 4573.

Wang YH, Cang T, Zhao XP, *et al*. Susceptibility to several types of insecticides in the rice planthoppers *Nilaparvam lugens* (Stål) and *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2009, 52 (10): 1090-1096. [王彦华, 苍涛, 赵学平, 等. 褐飞虱和白背飞虱对几类杀虫剂的敏感性 [J]. 昆虫学报, 2009, 52 (10): 1090-1096]

Wang YH, Liu XG, Zhu YC, *et al*. Inheritance mode and realized heritability of resistance to imidacloprid in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Pest Management Science*, 2009, 65 (6): 629-634.

Wang YH, Wu SG, Zhu YC, *et al*. Dynamics of imidacloprid resistance and cross-resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2009, 131 (1): 20-29.

Wen SF, Liu C, Wang XT, *et al*. Resistance selection of triflumezopyrim in *Laodelphax striatellus* (fallén): Resistance risk, cross-resistance and metabolic mechanism [J]. *Frontiers in Physiology*, 2022, 13: 1048208

Wernegreen JJ. Genome evolution in bacterial endosymbionts of insects [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2002, 3 (11): 850-861.

Wu HX, Li ZS, Zhong ZC, *et al*. Insect cytochrome P450 database: An integrated resource of genetic diversity, evolution and function [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2025, 25 (4): e14070.

Wu SF, Zeng B, Zheng C, *et al*. The evolution of insecticide resistance in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) of China in the period 2012 - 2016 [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 4586.

Xiao HX, Li YF, Ling SF, *et al*. Resistance of *Nilaparvata lugens* populations to four types of insecticides in Guangdong Province [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2018, 39 (2): 70-74. [肖汉祥, 李燕芳, 凌善锋, 等. 广东褐飞虱种群对4种杀虫剂的抗药性 [J]. 华南农业大学学报, 2018, 39 (2): 70-74]

Xu L, Luo GH, Sun Y, *et al*. Multiple down-regulated cytochrome P450 monooxygenase genes contributed to synergistic interaction between chlorpyrifos and imidacloprid against *Nilaparvata lugens* [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2020, 23 (1): 44-50.

Xu, L, Wang, JH, Mei, Y, *et al*. Research progress on the molecular mechanisms of insecticides resistance mediated by detoxification enzymes and transporters [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2020, 22 (1): 1-10. [徐莉, 王建华, 梅宇, 等. 解毒酶和转运蛋白介导的害虫抗药性分子机制研究进展 [J]. 农药学学报, 2020, 22 (1): 1-10]

Xue YN, Liu C, Liu DM, *et al*. Sensitivity differences and biochemical characteristics of *Laodelphax striatellus* (Fallén) to seven insecticides in different areas of Shandong, China [J]. *Insects*, 2022, 13 (9): 780.

Yang BJ, Lin XM, Yu N, *et al*. Contribution of glutathione s-transferases to imidacloprid resistance in *Nilaparvata lugens* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68 (52): 15403-15408.

Yang J, Sun LY, Ma RY, *et al*. Various functions of detoxification enzymes against insecticides in *Nilaparvata lugens* selected by toxicity assays and RNAi methods [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2024, 202: 105939.

Yang YX, Yu N, Zhang JH, *et al*. Induction of P450 genes in *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* by two neonicotinoid insecticides [J]. *Insect Science*, 2018, 25 (3): 401-408.

Yang ZM, Xiao TX, Lu K. Contribution of UDP-glycosyltransferases to chlorpyrifos resistance in *Nilaparvata lugens* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2023, 190: 105321.

Yao HW, Jiang CY, Ye GY, *et al*. Insecticide resistance of different populations of white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (1): 101-105. [姚洪渭, 蒋彩英, 叶恭银, 等. 白背飞虱不同地区种群的抗药性研究 [J]. 应用生态学报, 2002, 13 (1): 101-105]

Yao XM, Song F, Zhang YX, *et al*. Nicotinic acetylcholine receptor β1 subunit from the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*: A-to-I RNA editing and its possible roles in neonicotinoid sensitivity [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 39 (5-6): 348-354.

Yu ZY, Luo SQ, Hu JS. Application of buprofezin for control of *Nilaparvata lugens* [J]. *Plant Protection*, 1991, 2: 43. [于忠云, 罗圣泉, 胡进生. 应用“扑虱灵”防治褐飞虱 [J]. 植物保护, 1991, 2: 43]

Zeng B, Zhang F, Liu YT, *et al*. Symbiotic bacteria confer insecticide resistance by metabolizing buprofezin in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *PLoS Pathogens*, 2023, 19 (12): e1011828.

Zhang K, Zhang W, Zhang S, *et al*. Susceptibility of *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) to six insecticides in China [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2014, 107 (5): 1916-1922.

Zhang XF, Zhao DX, Hong XY. Cardinium-the leading factor of cytoplasmic incompatibility in the planthopper *Sogatella furcifera* doubly infected with Wolbachia and Cardinium [J]. *Environmental Entomology*, 2012, 41 (4): 833-840.

Zhang XL, Liao X, Mao KK, *et al*. Neonicotinoid insecticide resistance in the field populations of *Sogatella furcifera* (Horváth) in Central China from 2011 to 2015 [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2017, 20 (3): 955-958.

Zhang XL, Liao X, Mao KK, *et al*. The role of detoxifying enzymes in field-evolved resistance to nitenpyram in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in China [J]. *Crop Protection*, 2017, 94: 106-114.

Zhang XL, Liu XY, Zhu FX, *et al*. Field evolution of insecticide resistance in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) in China [J]. *Crop Protection*, 2014, 58: 61-66.

Zhang XL, Mao KK, Liao X, *et al*. Fitness cost of nitenpyram resistance in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* [J]. *Journal of Pest Science*, 2018, 91 (3): 1145-1151.

Zhang Y, Yang B, Li J, *et al*. Point mutations in acetylcholinesterase 1 associated with chlorpyrifos resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål [J]. *Insect Molecular Biology*, 2017, 26 (4): 453-460.

Zhang YC, Zhuang ZX, Zhang F, *et al*. Contribution of *Nilaparvata lugens* nicotinic acetylcholine receptor subunits toward triflumezopyrim and neonicotinoid susceptibility [J]. *Environmental Science & Technology*, 2025, 59 (14): 7054-7065.

Zhang YH, Cai TW, Ren ZJ, *et al*. Decline in symbiont-dependent host detoxification metabolism contributes to increased insecticide susceptibility of insects under high temperature [J]. *The ISME Journal*, 2021, 15 (12): 3693-3703.

Zhang YL, Li S, Xu L, *et al*. Overexpression of carboxylesterase-1 and mutation (*F439H*) of acetylcholinesterase-1 are associated with chlorpyrifos resistance in *Laodelphax striatellus* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2013, 106 (1-2): 8-13.

Zhang YL, Liu BS, Zhang ZC, *et al*. Differential expression of P450 genes and nachr subunits associated with imidacloprid resistance in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111 (3): 1382-1387.

Zhang YL, Ma XX, Han YC, *et al*. Transcript-level analysis of detoxification gene mutation-mediated chlorpyrifos resistance in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019, 112 (3): 1285-1291.

Zhang YX, Meng XK, Yang YX, *et al*. Synergistic and compensatory effects of two point mutations conflierring target-site resistance to fipronil in the insect GABA receptor RDL [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 32335.

Zhang YX, Wang X, Yang BJ, *et al*. Reduction in mRNA and protein expression of a nicotinic acetylcholine receptor α8 subunit is associated with resistance to imidacloprid in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. *Journal of Neurochemistry*, 2015, 135 (4): 686-694.

Zhang YX, Yang YX, Sun HH *et al*. Metabolic imidacloprid resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, relies on multiple P450 enzymes [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2016, 79: 50-56.

Zhao XH, Ning ZP, He YP, *et al*. Differential resistance and cross-resistance to three phenylpyrazole insecticides in the planthopper *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2011, 104 (4): 1364-1368.

Zhao XY, Chen XY, He MR, *et al*. miRNAs modulate altered expression of cytochrome P450s and nicotinic acetylcholine receptor subunits conferring both metabolic and target resistance to sulfoxaflor in *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025, 290: 138992.

Zhou C, Yang H, Wang Z, *et al*. Comparative transcriptome analysis of *Sogatella furcifera* (Horváth) exposed to different insecticides [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 8733.

Zhou C, Yang H, Wang Z, *et al*. Protective and detoxifying enzyme activity and ABCG subfamily gene expression in *Sogatella furcifera* under insecticide stress [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 9: 1980.

Zhou C, Zhu AX, Hu J, *et al*. Monitoring of resistance of *Nilaparvata lugens* to nine insecticides in Jiangsu Province [J]. *World Pesticides*, 2024, 46 (10): 47-50, 55. [周晨, 朱阿秀, 胡婕, 等. 江苏省水稻褐飞虱对9种杀虫剂的抗性监测 [J]. 世界农药, 2024, 46 (10): 47-50, 55]

Zhou WW, Li XW, Quan YH, *et al*. Identification and expression profiles of nine glutathione S-transferase genes from the important rice phloem sap-sucker and virus vector *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Pest Management Science*, 2012, 68 (9): 1296-1305.

Zhou WW, Liang QN, Xu Y, *et al*. Genomic insights into the glutathione S-transferase gene family of two rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* (Stål) and *Sogatella furcifera* (Horváth) (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (2): e56604.

Zhu H, Chen Y, Wan P, *et al*. Influence of symbiotic bacteria *Arsenophonus*, rice variety and temperature on the incidence rate of *Nilaparvata lugens* to metarhizium flavoviride [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31 (6): 643-651. [朱欢欢, 陈洋, 万品俊, 等. 共生菌*Arsenophonus*、水稻品种和温度对褐飞虱黄绿绿僵菌发病率的影响 [J]. 中国水稻科学, 2017, 31 (6): 643-651]

Zhu ZR, Cheng J. The evolution and perspective of rice insect pest management strategy in China [J]. *Plant Protection*, 2013, 39 (5): 25-32. [祝增荣, 程家安. 中国水稻害虫治理对策的演变及其展望 [J]. 植物保护, 2013, 39 (5): 25-32]