华北地区玉米蚜对吡虫啉和高效氯氟氰菊酯的抗性及其细胞色素P450基因表达分析

王 宁 王国宏 张 洋 邵 帅 刘春妍 王延波*

（辽宁省农业科学院玉米研究所，沈阳 110161）

摘要：为明确华北地区玉米蚜*Rhopalosiphum maidis*对新烟碱类杀虫剂吡虫啉和拟除虫菊酯类杀虫剂高效氯氟氰菊酯的抗性现状及其分子机制，采用浸叶法对采自华北地区的10个地理种群进行抗性监测与细胞色素P450单加氧酶（简称P450）基因表达分析，并通过RNA干扰试验进行关键基因的功能验证。结果显示：玉米蚜10个地理种群均对吡虫啉和高效氯氟氰菊酯产生了不同程度的抗性，抗性倍数分别介于1.6~32.7倍和1.1~12.5倍之间，且呈现明显的地理差异，其中，河南原阳种群和镇平种群的抗性水平最高，对吡虫啉的抗性倍数分别达32.7倍和26.2倍，对高效氯氟氰菊酯的抗性倍数分别为12.5倍和9.7倍。高抗种群中多个P450基因（*RmCYP6ER1*、*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*）的本底表达量极显著高于敏感种群；在LC_{50}吡虫啉和高效氯氟氰菊酯胁迫下，这些基因的表达量在24 h内显著上调，并在48 h内维持高表达水平；且不同地理种群的抗性水平与P450基因表达量呈显著正相关。沉默上述关键P450基因可显著恢复玉米蚜高抗种群对两种杀虫剂的敏感性。表明华北地区玉米蚜对吡虫啉和高效氯氟氰菊酯均已产生抗性，P450介导的代谢增强是其产生抗性的关键分子机制。

关键词：玉米蚜；抗药性；吡虫啉；高效氯氟氰菊酯；细胞色素P450单加氧酶；抗性机制

Resistance of corn leaf aphid *Rhopalosiphum maidis* to imidacloprid and lambda-cyhalothrin and analysis of cytochrome P450 gene expression in northern China

Wang Ning Wang Guohong Zhang Yang Shao Shuai Liu Chunyan Wang Yanbo*

（Corn Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, Liaoning Province, China）

Abstract: To clarify the resistance status and molecular mechanisms of the corn leaf aphid *Rhopalosiphum maidis* to neonicotinoid insecticides, such as imidacloprid and pyrethroid insecticides, such as lambda-cyhalothrin, resistance monitoring and cytochrome P450 monooxygenase (P450) gene expression analysis was conducted in ten geographical populations collected from northern China using the leaf-dip method, and key genes were functionally validated by RNA interference. The results showed that all ten geographical populations of *R. maidis* had developed varying degrees of resistance to imidacloprid and lambda-cyhalothrin, with resistance ratios ranging from 1.6- to 32.7-fold and from 1.1- to 12.5-fold, respectively, showing clear geographical variation. Among them, the Yuanyang (Henan) and Zhenping (Henan) populations showed the highest resistance levels, with resistance ratios of 32.7- and 26.2-fold to imidacloprid and 12.5- and 9.7-fold to lambda-cyhalothrin, respectively. In highly resistant populations, the baseline expression levels of several P450 genes (*RmCYP6ER1*, *RmCYP6C71*, *RmCYP6C72*) were significantly higher than those in the susceptible population. Under exposure to the

基金项目：辽宁省农业科学院院长基金项目（2025BS1701）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：lnwangyanbo@163.com

收稿日期：2025-11-01

LC_{50} of imidacloprid or lambda-cyhalothrin, the expression levels of these genes were significantly upregulated within 24 h and remained high within 48 h. Moreover, resistance levels in different geographical populations were significantly positively correlated with P450 gene expression levels. Silencing these key P450 genes significantly restored the susceptibility of highly resistant populations to both insecticides. These results indicate that *R. maidis* populations in northern China have developed resistance to both imidacloprid and lambda-cyhalothrin, and that P450-mediated enhanced metabolism is a key molecular mechanism underlying this resistance.

Key words: *Rhopalosiphum maidis*; insecticide resistance; imidacloprid; lambda-cyhalothrin; cytochrome P450 monooxygenase; resistance mechanism

玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 是全球范围内玉米生产上的主要害虫，通过直接刺吸植株汁液、分泌蜜露诱发煤污病以及传播多种病毒病，对玉米产业构成严重威胁（Chen et al.，2019；Chung & Jander，2022；冯榆珊等；2025）。目前，化学防治仍是防控玉米蚜最有效的手段，其中新烟碱类杀虫剂吡虫啉和拟除虫菊酯类杀虫剂高效氯氟氰菊酯因其高效而被广泛使用（Wang et al.，2021；Jasrotia et al.，2022）。然而，长期、连续且不合理的施用化学药剂，导致玉米蚜田间种群抗药性问题日益突出，这已成为其有效防控的主要瓶颈（Dong et al.，2022）。因此，持续监测玉米蚜田间种群抗药性的发展，并深入解析其抗药性分子机制，对于抗药性治理策略的制订和新型杀虫剂的研发具有重要意义。

细胞色素P450单加氧酶（简称P450）是昆虫体内最重要的解毒代谢酶系之一，在对外源化合物（包括杀虫剂）的代谢解毒过程中发挥着核心作用（Bergé et al.，1998；李亚茹等，2025）。P450基因的过量表达是介导蚜虫对新烟碱类和拟除虫菊酯类杀虫剂产生代谢抗性的关键机制（Zhang et al.，2022；杨昌利等，2025）。例如，在桃蚜 *Myzus persicae* 和棉蚜 *Aphis gossypii* 体内多个CYP6家族基因如 *CYP6CY3*、*CYP6CZ1* 被证实参与对吡虫啉等杀虫剂的解毒代谢过程（Ullah et al.，2020；Li et al.，2024）。然而，目前关于玉米蚜P450基因家族在应对不同杀虫剂胁迫时的表达响应模式，特别是与地理种群抗药性水平之间的关联，尚缺乏系统认识。

华北地区是我国最大的玉米主产区，其生态条件与耕作制度为玉米蚜的发生提供了适宜环境（Wang et al.，2023）。不同地区用药历史与用药强度的差异，可能导致玉米蚜种群抗药性水平及分子机制呈现明显的地理分化。明确这种分化格局及其内在的分子基础是实现玉米蚜区域化、精准化抗药性治理的前提。基于此，本研究以采自华北地区的10个玉米蚜地理种群为对象，测定其对吡虫啉和高效氯氟氰菊酯的敏感性，通过基因组学与分子生物学手段鉴定并分析关键P450基因在不同地理种群中的本底表达谱，以及在这两种杀虫剂胁迫下的表达模式，明确华北地区玉米蚜对这两种常用杀虫剂的抗性现状与地理分布特征，揭示P450基因表达与种群抗药性水平的内在关联，筛选出在杀虫剂解毒中可能起关键作用的P450基因，以期为阐明玉米蚜抗药性形成的分子机制提供理论依据，并为田间抗药性监测与综合治理策略制订提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫：于2024年8月至10月在华北地区玉米种植区选取10个采样点，分别位于北京市海淀区、河北省黄骅市仙庄村和西刘庄村、河北省高碑店市高桥村、河北省衡水市深州市和枣强县、山东省潍坊市下营镇、河南省安阳市镇平县、河南省新乡市原阳县与山西省临汾市安泽县，每个采样点采用Z字形五点取样法采样，每个点至少调查20株玉米。使用软质毛笔轻轻刷取玉米叶片背面、雄穗和雌穗上的蚜虫，装入50 mL离心管中，管壁刺孔以保证通气，每管放置少量新鲜玉米叶片以供取食并带回实验室。将田间采集的玉米蚜种群在体视显微镜下挑取健康、活跃的成蚜或高龄若蚜，单头接到独立的10~20日龄健康玉米苗上，并用0.25 mm孔径尼龙网纱制成的长30 cm、宽30 cm、高50 cm的养虫笼进行笼罩隔离，以建立地理种群。连续繁殖3代后（约1个月），获得数量充足、遗传背景相对一致的10个实验种群供试。以辽宁省农业科学院玉米研究所长期饲养的玉米蚜种群作为敏感种群，该种群于2020年采自中国农业大学西校区未使用过杀虫剂的玉米田，隔离饲养期间未接触过任何杀虫剂。饲养条件为温度（25±1）℃、相对湿度（70±5）%、光周期16 L∶8 D，

均取1日龄成蚜供试。

供试玉米：品种为郑单958，种子由河南省农业科学院提供。将种子播于直径15 cm、高25 cm的营养钵中，每钵3粒，出苗后第7天定苗1株，于上述相同条件下培养至30日龄（拔节期）供试。

供试杀虫剂：98%吡虫啉（imidacloprid）原药，北京索莱宝科技有限公司；99%高效氯氟氰菊酯（lambda-cyhalothrin）原药，上海源叶生物科技有限公司。

试剂与仪器：TRIzol® RNA试剂盒、琼脂糖凝胶，美国Thermo Fisher Scientific公司；PerfectStart Fast Green qPCR SuperMix荧光定量试剂盒，北京全式金生物技术有限公司；ReverTra Ace® qPCR RT Master Mix with gDNA Remover反转录试剂盒，日本ToYoBo公司；AxyPrep DNA凝胶回收试剂盒，美国Axygen公司；MEGAscript® T7 Transcription Kit，美国Ambion公司；其余试剂均为国产分析纯。SZM系列体视显微镜，上海彼爱姆光学仪器制造有限公司；RDZ-300D-4W型人工气候箱，宁波东南仪器有限公司；Sorvall Legend Micro 17R高速冷冻离心机、ABI 7500实时荧光定量PCR仪、NanoDrop One分光光度计，美国Thermo Fisher Scientific公司；B-290 Pottar喷雾塔，北京萃锋科技有限公司；DYY-6D型核酸电泳仪，北京六一生物科技有限公司；722型分光光度计，北京华圣科仪实验设备有限公司；P-97型拉制仪，北京美亚先科技有限公司；MF-900型微锻仪，广州市明美光电技术有限公司；Nanoject III型自动微量注射系统，上海芃奇科学仪器有限公司。

1.2　方法

1.2.1　吡虫啉与高效氯氟氰菊酯对玉米蚜的毒力测定

本试验选用吡虫啉与高效氯氟氰菊酯原药进行毒力测定。取两种杀虫剂原药，均用丙酮溶解并配制成浓度为1 000 mg/L的母液，再稀释为10^{-3}、10^{-2}、10^{-1}、10^{0}、10^{1}、10^{2}和10^{3} mg/L梯度浓度药液，并以0.1%丙酮溶液作为对照溶液；为方便药剂黏附在叶片上，每个浓度溶液与对照溶液均加入0.01 g吐温80，使其终浓度为1 g/L。选取30日龄玉米植株顶端新鲜有光泽、质量为2.0~3.0 g的嫩叶，用蒸馏水清洗2次以上备用（摘离植株不超过48 h）。在直径为15 cm的一次性塑料培养皿中平铺1~2片玉米叶片，确保质量控制在2 g左右，叶片需背面朝上，用Pottar喷雾塔分别将不同杀虫剂不同浓度药液喷于玉米叶背面，每皿初始喷雾体积1.0 mL，喷雾压力48.3 kPa，沉降20 s。待处理后的玉米叶自然风干5~10 min，每皿接入20头玉米蚜1日龄成蚜（1个重复），每种杀虫剂每个浓度设置5个生物学重复。以喷施0.1%丙酮溶液的玉米叶为空白对照。供试玉米蚜种群包括10个地理种群和实验室敏感种群。将各处理玉米蚜置于温度（26±2）℃、相对湿度70%~80%、光周期16 L∶8 D的人工气候箱内饲养48 h，观察并记录试虫的死亡情况，计算死亡率。用软毛笔轻触试虫身体，5 s内足或触角无任何自主运动者判定为死亡。死亡率=死亡蚜虫数/试验总头数×100%。死亡率数据经Abbott公式校正后，采用Origin 2018统计分析软件以杀虫剂浓度对数值为自变量x、校正死亡率概率值为因变量y进行一元线性回归分析，拟合得到毒力回归方程$y=a+bx$，其中a为截距（反映本底死亡率），b为斜率（反映浓度对死亡率的效应强度），计算决定系数R^2来评估模型拟合优度，并推导各杀虫剂对玉米蚜的48 h致死中浓度LC_{50}及其95%置信区间。通过抗性倍数（resistance ratio，RR）量化玉米蚜不同地理种群的抗性水平，RR=杀虫剂对田间种群的LC_{50}/杀虫剂对敏感种群的LC_{50}。参考联合国粮食及农业组织（Food and Agriculture Organization of the United Nations，FAO）标准，当RR<3时判定为敏感；当3≤RR<10时判定为低水平抗性；当10≤RR<40时判定为中等水平抗性；当RR≥40时则判定为高水平抗性。

1.2.2　玉米蚜P450家族基因鉴定与命名

为系统鉴定玉米蚜P450基因家族成员，从NCBI和InsectBase 2.0数据库中下载玉米蚜的参考基因组数据（登录号为GCA_029231225.1，版本号为ASM2923122v1）（Ma et al.，2021）。基于Pfam数据库中P450基因家族高度保守的P450结构域（登录号为PF00067）所对应的隐马尔可夫模型，使用HMMER 3.3.2软件对玉米蚜基因组编码的全部蛋白质序列进行检索与比对，筛选E值小于1×10^{-20}的高置信度序列作为初始候选集。将所有候选P450蛋白序列提交至Pfam和SMART数据库进行保守结构域验证，手动剔除不含完整P450结构域或含有其他无关结构域的蛋白，合并由可变剪接产生的异构体，最终获得玉米蚜P450基因家族成员集合。

在NCBI数据库中使用BLASTP程序将鉴定到的所有玉米蚜P450蛋白序列与已报道的与桃蚜、豌豆蚜*Acyrthosiphon pisum*等其他蚜虫抗药性相关的P450基因序列进行比对。根据序列相似度最高且已有明确功能文献支持的原则，筛选出可能与抗药性相关的候选基因，并参照细胞色素P450基因命名委员会的标准，依据其与直系同源基因的系统发育

关系进行命名。

1.2.3 不同地理种群玉米蚜P450基因表达量的测定

从玉米蚜10个地理种群和敏感种群中挑选健康、活跃的1日龄无翅成蚜。使用丙酮和0.1%吐温80水溶液将吡虫啉原药和高效氯氟氰菊酯原药分别稀释至1.2.1测定的对各地理种群的LC_{50}。选取30日龄健康玉米嫩叶，采用1.2.1方法处理玉米叶片并用Potter喷雾塔将相应浓度的药液均匀喷施于叶片背面，喷雾压力48.3 kPa，沉降20 s，每片叶片初始喷雾体积1.0 mL。以喷施0.1%丙酮+0.01%吐温80水溶液的叶片作为对照。所有处理叶片自然风干30 min后，放入直径9 cm的一次性塑料培养皿中，为确保能收集到足量存活蚜虫，杀虫剂每个浓度处理设5个生物学重复，每个重复150头。均置于温度(25±1) ℃、相对湿度(70±5)%、光周期16 L∶8 D的人工气候箱中饲养。接入蚜虫后24 h与48 h分别使用软毛笔迅速收集存活蚜虫置于1.5 mL塑料离心管中，每个离心管放置10头蚜虫(1个重复)，立即于液氮中速冻，并于−80 ℃保存。每个时间点取25个生物学重复。

利用TRIzol® RNA试剂盒按照说明书提取上述所有样品的总RNA，使用分光光度计检测总RNA在260 nm波长处的吸光度，并通过1%琼脂糖凝胶电泳评估其完整性。选取质量合格的RNA样品，使用ReverTra Ace® qPCR RT Master Mix with gDNA Remover反转录试剂盒合成cDNA，并用ddH_2O将其稀释至1 mg/mL作为模板供试。共设置5个生物学重复，每个重复为20头整虫提取的总RNA等量混合后反转录所得的cDNA。采用实时荧光定量PCR(quantitative real-time PCR，qPCR)技术检测玉米蚜P450基因的相对表达水平。根据已筛选的玉米蚜P450基因序列设计特异性扩增引物(表1)，并以玉米蚜*β-actin*作为内参基因。所有引物均由深圳华大基因股份有限公司合成。20 μL反应体系：cDNA模板2 μL、SYBR® Premix Ex*Taq*™ II 10 μL、上下游引物各1 μL、Nuclease-free水6 μL。反应采用两步法扩增程序：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性5 s，60 ℃退火/延伸30 s，40个循环。扩增结束后进行熔解程序：95 ℃变性15 s，60 ℃退火15 s，然后缓慢升温至95 ℃并保持15 s。通过分析扩增曲线和熔解曲线评估引物特异性及反应质量，基因相对表达量采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法进行计算。采用Pearson相关性分析法对各供试玉米蚜地理抗性水平与P450基因本底表达量之间的相关性进行分析并检验其显著性。

1.2.4 关键P450基因的RNA干扰功能验证

为验证关键P450基因在玉米蚜对吡虫啉与高效氯氟氰菊酯抗性中的功能，以抗药性水平最高的河南原阳地理种群的1日龄成蚜为材料，取在表达谱分析中与高水平抗药性关联最显著的4个基因*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*、*RmCYP6CZ1*与*RmCYP6ER1*进行RNA干扰试验。针对上述4个靶基因的编码区设计特异性引物(表1)，并在其5′端添加T7 RNA聚合酶启动子序列。采用1.2.3方法制备河南原阳地理种群的cDNA，以其为模板进行PCR扩增。20 μL反应体系：cDNA模板2 μL、2×*Taq* Master Mix 10 μL、上下游引物各1 μL，ddH_2O补至20 μL。扩增程序：95 ℃预变性3 min；95 ℃变性30 s，60 ℃退火30 s，72 ℃延伸30 s，共35个循环；最后72 ℃延伸5 min。扩增产物经1.5%琼脂糖凝胶电泳后，使用AxyPrep DNA凝胶回收试剂盒切胶纯化。纯化后的DNA片段作为体外转录模板，使用MEGAscript® T7 Transcription Kit进行体外转录合成双链RNA(double-stranded RNA，dsRNA)，并通过LiCl沉淀法纯化(Niu et al.，2019)。使用分光光度计检测dsRNA浓度和纯度，所有dsRNA的$A_{260\,nm}/A_{280\,nm}$比值均在1.8至2.0之间，浓度统一调整为1.0 μg/μL。以绿色荧光蛋白(green fluorescent protein，GFP)基因合成的ds*GFP*作为阴性对照，制备方法同上。

使用P-97型拉制仪和MF-900型微锻仪制备尖端直径约10~15 μm的玻璃注射针。取河南原阳地理种群的1日龄成蚜，经4 ℃短暂冷麻醉后，固定于体视显微镜的载玻片上。使用Nanoject III型自动微量注射系统，将注射针的针尖从蚜虫中胸侧板节间膜处刺入胸腔，以恒定速度缓慢注入50 nL相应dsRNA溶液(1.0 μg/μL)。注射后立即将蚜虫移至铺有新鲜玉米叶片的培养皿中。每个处理至少注射900头试虫，以确保获得足量有效虫体。所有试虫在注射后于温度(25±1) ℃、相对湿度(70±5)%、光周期16 L∶8 D的人工气候箱中恢复饲养。于注射后48 h时(基因沉默效率峰值期)进行杀虫剂敏感性恢复测定。为精准量化基因沉默后抗药性水平的逆转程度，对杀虫剂浓度梯度进行了优化。以两种杀虫剂对河南原阳地理种群的LC_{50}为基准，向高低浓度双向扩展，形成跨度较大的2倍梯度，其中吡虫啉浓度设为5.0、10.0、20.0、40.0、80.0 mg/L；高效氯氟氰菊酯浓度设为6.0、12.0、25.0、50.0、100.0 mg/L，同时设置0.1%丙酮−吐温80溶液作为溶剂对照。采用1.2.1方法进行测定，每种药剂每个浓度处理设3个生物

学重复，每个重复接入15头注射dsRNA后存活的蚜虫，于体视显微镜下观察并记录死亡情况，计算死亡率和LC_{50}。采用抗性逆转比（resistance reversal ratio，RRR）表征沉默某基因后玉米蚜对杀虫剂的敏感性恢复程度，RRR值越大，表示恢复程度越高，即该基因在抗性形成中的贡献越大。*RRR*=杀虫剂对ds*GFP*对照组的LC_{50}/杀虫剂对dsRNA处理组的LC_{50}。

表1 本研究所用引物信息

Table 1 Primers used in this study

用途 Purpose	基因名 Gene name	引物序列（5′−3′） Primer sequence (5′−3′)	产物大小 Amplicon size/bp
实时荧光定量PCR qPCR	*RmCYP6ER1*	F: TACAACACCATCGGCTACGA R: GGCAAACTCGATGTCCAGGT	208
	RmCYP6CX1	F: CGTGCTGTTCAAGGACAACG R: TCCGATGAAGAGGTTGCCAT	156
	RmCYP6DC1	F: GGCTTCAAGGATTACGGCAC R: TCGTTGAGCACCTCGTTCTC	221
	RmCYP6CZ1	F: AGATGGCAAGCGTGTGAAGT R: TGCCTTGAGCTTCTTGACGA	138
	RmCYP6C71	F: GCTCAACAACGGCATCTACCT R: CGGTAGTAGCCGTTGGCATT	148
	RmCYP6C72	F: GGAGGAGTTCGAGAAGCGTG R: CCATAGCGGTCCAAAAACCG	205
	RmCYP314A1	F: TGGACTACATCGGCGACAAG R: AGCATAGCCGAGGTGGTTGT215	230
	RmCYP303A1	F: GCTGGACATCGACTTCACCA R: TTGCCTTGCATTCTTGACGG	256
	β-actin	F: TGTCCCTGTACGCCTCTGGT R: CGGTGATTTCCTTCTGCGTT	234
dsRNA合成 dsRNA synthesis	*dsRmCYP6C71*	F: taatacgactcactataGGGGCTCAACAACGGCATCTACCT R: taatacgactcactataGGGCGGTAGTAGCCGTTGGCATT	
	dsRmCYP6C72	F: taatacgactcactataGGGGGAGGAGTTCGAGAAGCGTG R: taatacgactcactataGGGCCATAGCGGTCCAAAAACCG	
	dsRmCYP6CZ1	F: taatacgactcactataGGGAGATGGCAAGCGTGTGAAGT R: taatacgactcactataGGGTGCCTTGAGCTTCTTGACGA	
	dsRmCYP6ER1	F: taatacgactcactataGGGTACAACACCATCGGCTACGA R: taatacgactcactataGGGGGCAAACTCGATGTCCAGGT	
	dsGFP	F: taatacgactcactataGGGAGTTCAGCGTGTCCGGCGA R: taatacgactcactataGGGTGCTCAGGTAGTGGTTGTCG	

小写字母所示为T7 RNA聚合酶启动子序列。Lowercase letters indicate T7 RNA polymerase promoter sequence.

为明确RNA干扰的动态效应并确定最佳表型观察时间，在上述试验过程中，分别于注射前0 h以及显微注射基因特异性dsRNA后24、48、72和96 h各取30头存活蚜虫，按1.2.3方法提取RNA并检测3个核心候选基因*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*及*RmCYP6ER1*的表达水平，以确定沉默效率峰值时间。每个时间点取3个生物学重复。

1.3 数据分析

试验数据使用GraphPad Prism 9.0软件进行统计分析。所有数据均先经Shapiro-Wilk检验（正态性）和Levene检验（方差齐性）验证是否符合参数检验前提；不同地理种群间、不同处理时间下基因表达差异采用单因素方差分析，若差异显著使用Tukey's HSD检验法进行事后多重比较；RNA干扰处理与对照间采用Student's *t*检验法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 玉米蚜对吡虫啉与高效氯氟氰菊酯的抗性

2.1.1 不同地理种群玉米蚜对吡虫啉的抗性

吡虫啉对玉米蚜实验室敏感种群的LC_{50}为0.58 mg/L，基于此计算得到玉米蚜不同地理种群对吡虫啉的抗性倍数介于1.6~32.7倍之间（表2），表明华北地区玉米蚜对吡虫啉已普遍产生不同程度的抗性，且存在明显的地理差异。其中，河南原阳地理种群的抗性水平最高，抗性倍数为32.7倍；河南镇平地理种群的抗性水平次之，抗性倍数为26.2倍；河北仙

庄地理种群和西刘庄地理种群表现出中水平抗性，抗性倍数分别为21.5倍和17.0倍；山东下营地理种群和河北深州地理种群表现为低水平抗性，抗性倍数分别为7.8倍和6.6倍；北京海淀地理种群、山西安泽地理种群、河北枣强地理种群及河北高桥地理种群的抗性倍数较低，分别为3.2倍、2.3倍、1.6倍和3.9倍，对吡虫啉仍处于敏感或低抗水平（表2）。表明玉米蚜对吡虫啉的抗性以河南省和河北省渤海湾沿岸地区（黄骅市）最严重，抗性水平明显高于其他地区。

表2 不同地理种群玉米蚜对吡虫啉的抗性水平

Table 2 Susceptibility of different geographical populations of *Rhopalosiphum maidis* to imidacloprid

种群 Population	毒力回归方程 Regression equation	R^2	LC_{50}（95%置信区间） LC_{50}（95% confidence limits）/（mg/L）	抗性倍数 Resistance ratio
室验室敏感种群 Laboratory susceptible population	y=3.25x+2.68	0.97	0.58（0.48−0.70）	1.0
北京海淀地理种群 Haidian population in Beijing	y=3.10x+2.28	0.96	3.85（3.25−4.56）	3.2
河北仙庄地理种群 Xianzhuang population in Hebei	y=2.70x+1.55	0.97	12.47（10.52−14.78）	21.5
河北西刘庄地理种群 Xiliuzhuang population in Hebei	y=2.80x+1.63	0.99	9.88（8.35−11.69）	17.0
河北高桥地理种群 Gaoqiao population in Hebei	y=3.05x+2.15	0.96	2.25（1.90−2.66）	3.9
河北深州地理种群 Shenzhou population in Hebei	y=2.95x+1.95	0.98	1.87（1.58−2.21）	6.6
河北枣强地理种群 Zaoqiang population in Hebei	y=3.18x+2.50	0.98	0.92（0.78−1.09）	1.6
山东下营地理种群 Xiaying population in Shandong	y=2.88x+1.88	0.96	4.50（3.80−5.33）	7.8
河南镇平地理种群 Zhenping population in Henan	y=2.65x+1.48	0.98	15.20（12.81−18.04）	26.2
河南原阳地理种群 Yuanyang population in Henan	y=2.60x+1.35	0.95	18.95（15.98−22.47）	32.7
山西安泽地理种群 Anze population in Shanxi	y=3.15x+2.45	0.97	1.35（1.14−1.60）	2.3

y为死亡率概率值，x为杀虫剂浓度对数值。y is the probit of mortality, x is the logarithmic value of insecticide concentration.

2.1.2 不同地理种群玉米蚜对高效氯氟氰菊酯的抗性

以高效氯氟菊酯对实验室敏感种群的LC_{50}（2.05 mg/L）为参照，各地理种群对高效氯氟氰菊酯也产生了不同程度的抗性，抗性倍数介于1.1~12.5倍之间（表3），整体抗性水平低于对吡虫啉的抗性，但地理分布趋势高度相似。其中，河南原阳地理种群对高效氯氟氰菊酯的抗性水平同样最高，抗性倍数为12.5倍；河南镇平地理种群的抗性水平次之，抗性倍数为9.7倍，属于低水平抗性；河北仙庄地理种群和西刘庄地理种群表现为低水平抗性，抗性倍数分别为7.0倍和5.7倍；山东下营地理种群也处于低水平抗性，抗性倍数为3.5倍；河北枣强、山西安泽、河北深州、河北高桥和北京海淀地理种群对高效氯氟氰菊酯的抗性倍数均低于3.0倍，属于敏感水平（表3）。表明玉米蚜对高效氯氟氰菊酯的抗性也呈现出以河南省和河北省黄骅市为核心的中等至低抗区域，与吡虫啉的抗性地理分布格局一致，提示这些地区的玉米蚜可能存在对两类杀虫剂的协同抗性机制。

2.2 玉米蚜P450基因的本底与诱导表达量

通过对参考玉米蚜基因组的检索与P450保守结构域的验证，本研究从供试玉米蚜基因组中共鉴定到8个含有完整P450结构域的P450基因。与桃蚜、棉蚜等蚜虫中的抗药性相关P450基因进行BLAST比对，并结合系统发育分析结果，将其分别命名为 *RmCYP6ER1*、*RmCYP6CX1*、*RmCYP6DC1*、*RmCYP6CZ1*、*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*、*RmCYP314A1* 和 *RmCYP303A1*，其中前6个属于CYP6家族，后两个分别为CYP314和CYP303家族成员。

在不同地理种群玉米蚜中，上述8个P450基因的本底表达模式高度一致，即河南镇平地理种群和原阳地理种群的P450基因构成了一个独特的高表达群体，其8个P450基因的本底表达量大多显著高于其他地理种群；而长期在无胁迫环境下饲养的实验室敏感种群的P450基因本底表达量始终最低（图1）。这种地理分化在多个CYP6家族基因中表现突出，如 *RmCYP6ER1*、*RmCYP6CX1*、*RmCYP6CZ1*、*RmCYP6C71* 和 *RmCYP6C72* 基因在河南镇平地理种群和原阳地理种群中的表达量呈现出爆发式增长，使其与河北省各地理种群的表达量出现显著差距，表明这些基因可能是驱动高表达地理种群适应性进化的关键分子标记。相比之下，*RmCYP6DC1* 的表达量虽普遍上调，但在各地理种群间的上调幅度差异较小；而与生长发育相关的 *RmCYP314A1* 和 *RmCYP303A1* 基因的表达量也呈现出河南镇平地理

种群和原阳地理种群显著高于实验室敏感种群的规律（图1）。

表3　不同地理种群玉米蚜对高效氯氟氰菊酯的抗性水平

Table 3　Resistance levels of different geographical populations of *Rhopalosiphum maidis* to lambda-cyhalothrin

种群 Population	毒力回归方程 Regression equation	R^2	LC_{50}（95%置信区间）LC_{50} (95% confidence limits)/(mg/L)	抗性倍数 Resistance ratio
室验室敏感种群 Laboratory susceptible population	y=2.82x+3.15	0.97	2.05（1.73−2.43）	1.0
北京海淀地理种群 Haidian population in Beijing	y=2.60x+2.58	0.96	5.88（4.96−6.97）	2.9
河北仙庄地理种群 Xianzhuang population in Hebei	y=2.40x+2.15	0.97	14.25（12.02−16.89）	7.0
河北西刘庄地理种群 Xiliuzhuang population in Hebei	y=2.45x+2.25	0.99	11.60（9.78−13.76）	5.7
河北高桥地理种群 Gaoqiao population in Hebei	y=2.70x+2.85	0.96	3.41（2.88−4.04）	1.7
河北深州地理种群 Shenzhou population in Hebei	y=2.75x+2.92	0.98	2.98（2.52−3.53）	1.5
河北枣强地理种群 Zaoqiang population in Hebei	y=2.80x+3.08	0.98	2.32（1.96−2.75）	1.1
山东下营地理种群 Xiaying population in Shandong	y=2.55x+2.45	0.96	7.15（6.03−8.48）	3.5
河南镇平地理种群 Zhenping population in Henan	y=2.35x+2.05	0.98	19.80（16.70−23.47）	9.7
河南原阳地理种群 Yuanyang population in Henan	y=2.30x+1.90	0.95	25.64（21.62−30.41）	12.5
山西安泽地理种群 Anze population in Shanxi	y=2.78x+3.10	0.97	2.55（2.15−3.02）	1.2

y为死亡率概率值，x为杀虫剂浓度对数值。y is the probit of mortality, x is the logarithmic value of insecticide concentration.

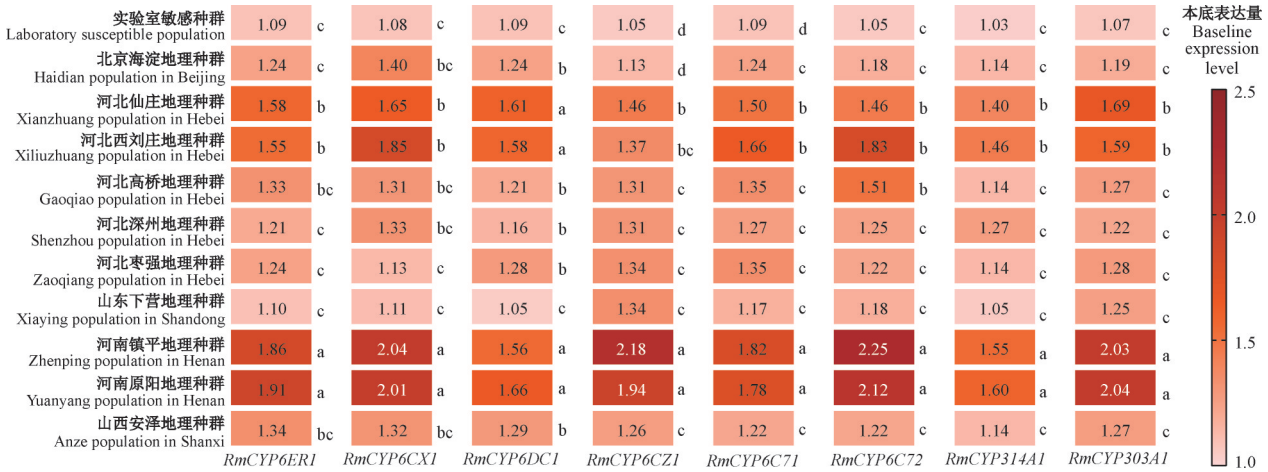


图1　不同地理种群玉米蚜P450基因的本底表达量

Fig. 1　Basal expression levels of P450 genes in different geographical populations of *Rhopalosiphum maidis*

同列不同小写字母表示不同地理种群间的P450基因表达量经Tukey's HSD法检验差异显著（P<0.05）。Different lowercase letters within the same column indicate significant differences in the expression level of the corresponding P450 gene among different geographical populations as determined by Tukey's HSD test (P<0.05).

2.3　玉米蚜P450基因对高效氯氟氰菊酯的响应

LC_{50}高效氯氟氰菊酯处理后24 h，玉米蚜各地理种群的P450基因均较实验室敏感种群显著上调，但上调幅度差异悬殊，其中，河南镇平地理种群与原阳地理种群的P450基因表现出显著的早期应激响应，关键基因*RmCYP6ER1*、*RmCYP6DC1*、*RmCYP6CZ1*、*RmCYP6C72*和*RmCYP6C71*的表达量显著高于其他地理种群（图2-A），确立了其高抗性特征。河北仙庄地理种群和西刘庄地理种群的P450基因表达呈现出中等强度的诱导水平，而实验室敏感种群P450基因的响应最弱；与生长发育相关的*RmCYP314A1*与*RmCYP303A1*基因的表达量在所有地理种群中仅有微小变化（图2-A）。处理后48 h，P450基因表达格局发生重要转变，其中河南镇平与原阳等高抗地理种群的关键P450基因表达量依然维持在高位，显示出其持续、稳定的解毒能力（图2-B）。在河南原阳、河南镇平、河北西刘庄及河北仙庄等地理种群中，多个P450基因的表达量进一步上调，其中河北西刘庄地理种群的P450基因表达量甚至超过或接近河南原阳地理种群（图2-B），表明这些高抗性种群具备强大的持续响应潜能。北京海淀、河北深州和山东下营地理种群等大部分中低抗性种群的

P450基因表达水平趋于平稳或略有下降，而实验室敏感种群的P450基因表达量始终处于最低水平；而*RmCYP314A1*与*RmCYP303A1*基因表达量被诱导的幅度依然有限（图2-B）。

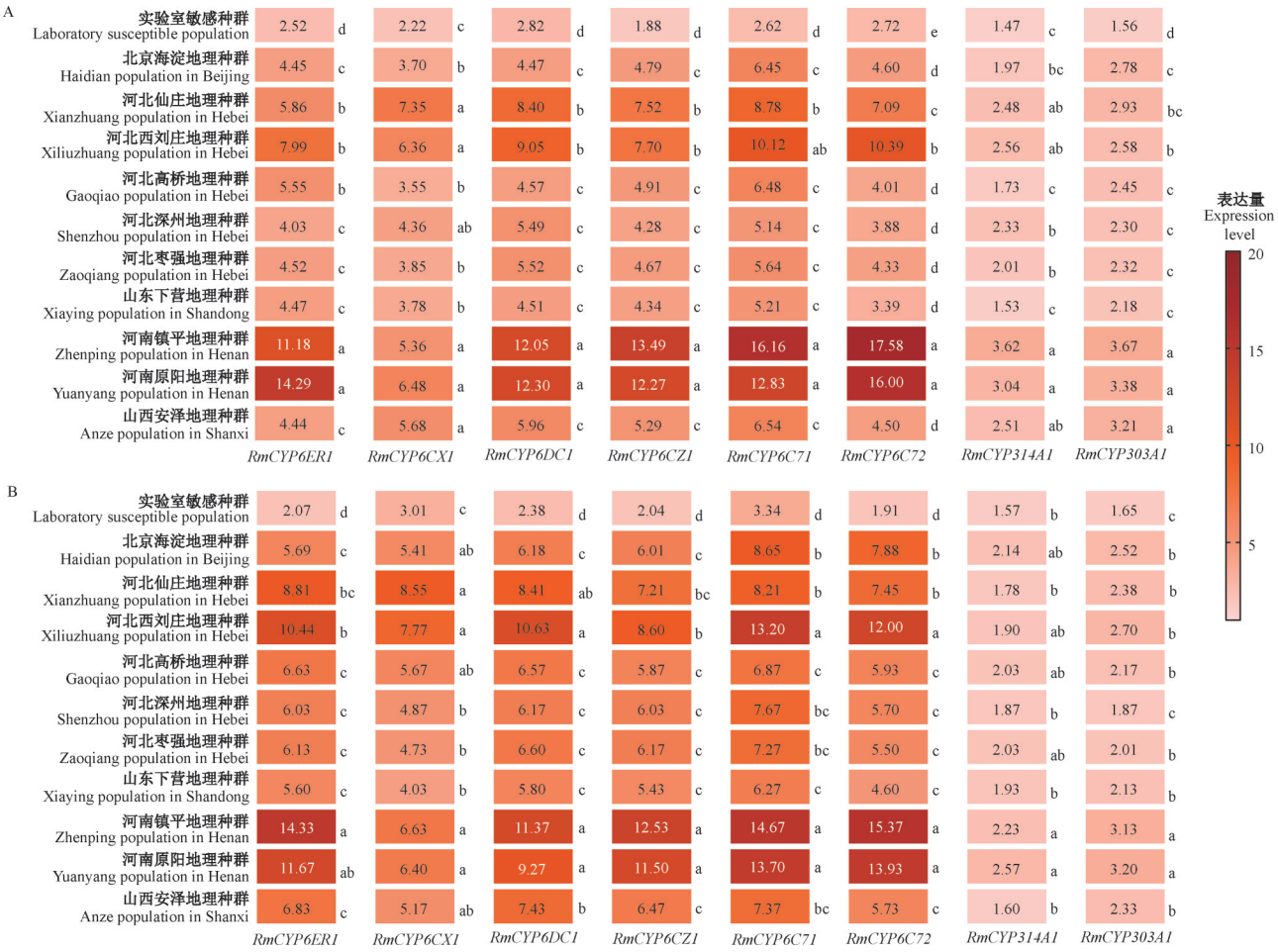


图2 不同地理种群玉米蚜P450基因在高效氯氟氰菊酯胁迫24 h（A）和48 h（B）时的表达水平

Fig. 2 Expression levels of P450 genes in different geographical populations of *Rhopalosiphum maidis* under lambda-cyhalothrin stress at 24 h (A) and 48 h (B)

同列不同小写字母表示不同地理种群间的P450基因表达量经Tukey's HSD法检验差异显著（$P<0.05$）。Different lowercase letters within the same column indicate significant differences in the expression level of the corresponding P450 gene among different geographical populations as determined by Tukey's HSD test ($P<0.05$).

对比24 h与48 h的P450基因表达谱，不同抗性水平玉米蚜地理种群的P450基因呈现出特征鲜明的时序响应策略：高抗地理种群河南镇平地理种群和河南原阳地理种群表现为"快速强力型"响应模式，其关键基因如*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*及*RmCYP6ER1*的表达量在24 h即达到诱导峰值，且能维持至48 h，显示出迅速且强大的解毒能力；以河北西刘庄地理种群为代表的中抗地理种群则呈现"持续增强型"响应模式，其关键基因*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*和*RmCYP6ER1*表达量在24~48 h内显著上升，表明其解毒系统被有效激活并持续增强；而低抗地理种群如实验室敏感种群及多数其他田间种群则普遍为"弱响应或早期衰减型"响应模式，P450基因表达量诱导幅度有限且48 h内未见强化趋势（图2）。这证实*RmCYP6ER1*、*RmCYP6DC1*、*RmCYP6CZ1*、*RmCYP6C71*和*RmCYP6C72*是介导玉米蚜应对高效氯氟氰菊酯胁迫的关键基因，其表达时序与强度是决定种群抗性水平的关键分子基础。

2.4 玉米蚜P450基因对吡虫啉的响应

LC_{50}吡虫啉处理后24 h，各地理种群玉米蚜的P450基因均出现显著上调，但上调幅度差异较大，其中，河南镇平地理种群与河南原阳地理种群的P450基因也表现出显著的早期应激响应，关键基因*RmCYP6C72*、*RmCYP6C71*及*RmCYP6ER1*的表达量

显著高于其他地理种群(图3-A)，确立了其高抗性特征。河北仙庄地理种群和西刘庄地理种群的P450基因表达模式呈现中等强度的响应水平，而实验室敏感种群P450基因的响应最弱；与生长发育相关的*RmCYP314A1*与*RmCYP303A1*基因的表达量在所有地理种群中仅有微小变化(图3-A)。处理后48 h，高抗地理种群如河南镇平地理种群和河南原阳地理种群的关键P450基因表达量依然维持在高位，显示出其持续、稳定的解毒能力(图3-B)。在河南原阳、河南镇平、河北西刘庄及河北仙庄等地理种群中，多个P450基因的表达量持续上调，其中河北西刘庄地理种群的P450基因表达量超过或接近河南原阳地理种群，表明这些抗性地理种群具备显著的持续响应潜能；而大部分中低抗性地理种群如北京海淀、河北深州和山东下营地理种群的P450基因表达水平趋于平稳或略有下降，实验室敏感种群的P450基因表达量始终处于最低水平；*RmCYP314A1*与*RmCYP303A1*基因的表达量变化幅度依然很小(图3-B)。对比24 h与48 h的P450基因表达谱，不同抗性水平玉米蚜地理种群的P450基因也呈现出特征鲜明的时序响应策略，基本与其对高效氯氟氰菊酯胁迫的响应策略相同。

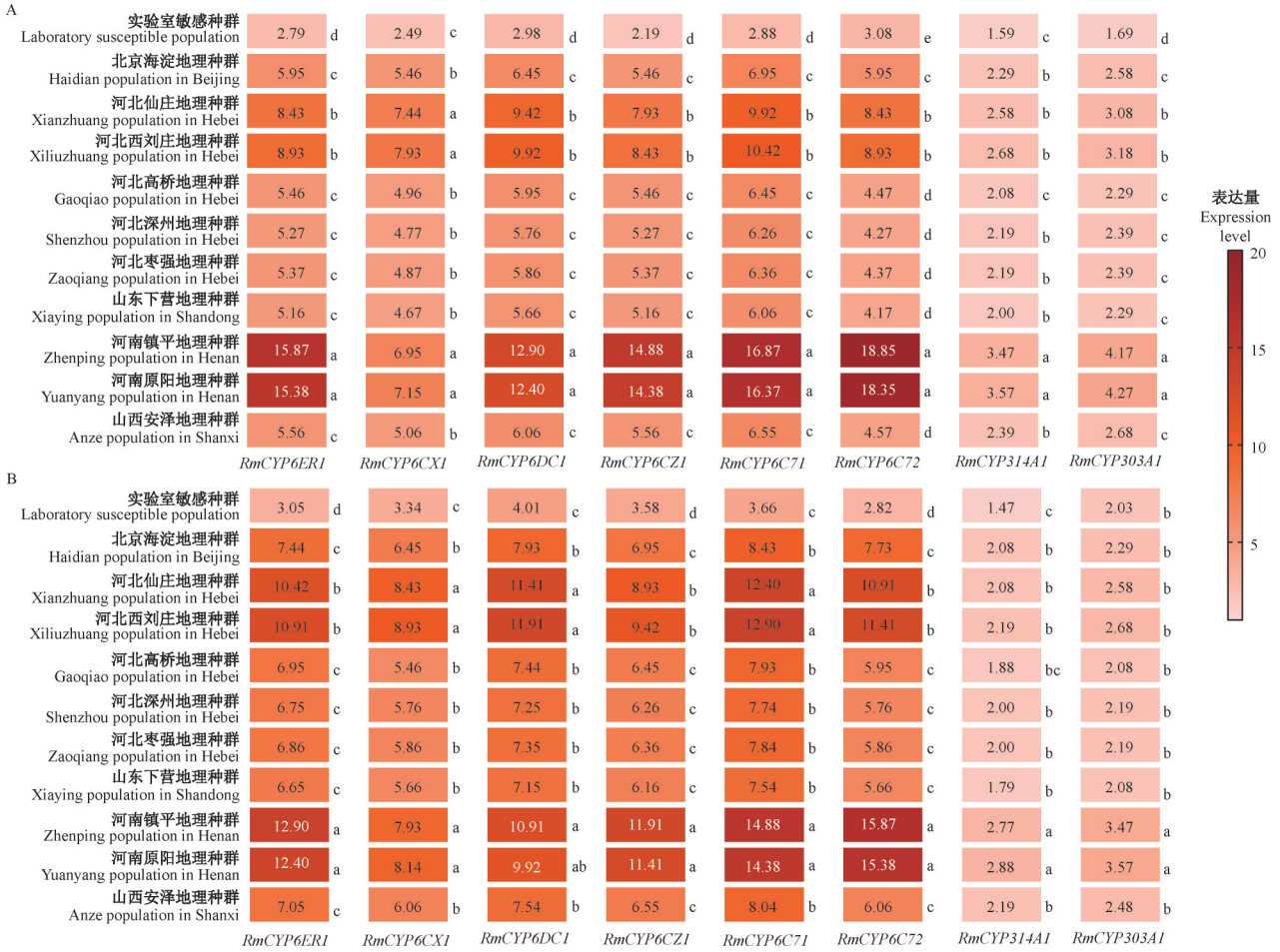


图3　不同地理种群玉米蚜P450基因在吡虫啉胁迫24 h(A)和48 h(B)时的表达水平

Fig. 3　Expression levels of P450 genes in different geographical populations of *Rhopalosiphum maidis* under imidacloprid stress at 24 h (A) and 48 h (B)

同列不同小写字母表示不同地理种群间的P450基因表达量经Tukey's HSD法检验差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters within the same column indicate significant differences in the expression level of the corresponding P450 gene among different geographical populations as determined by Tukey's HSD test (P<0.05).

2.5　P450基因的沉默效率

注射ds*GFP*阴性对照组P450基因的表达量在所有检测时间点均稳定在基线水平附近，其表达量随时间无显著变化趋势，证实注射操作及饲养过程本身未对基因本底表达产生干扰。而dsRNA处理组P450基因的表达量的基因在注射后24 h即出现下调，*RmCYP6ER1*、*RmCYP6C71*和*RmCYP6C72*的相对表达量分别下降了50%、53%和55%(图4)，表明

RNA干扰机制已快速启动并生效。干扰效应在注射后48 h达到峰值，此时*RmCYP6C72*的表达被抑制降至最低点，相对表达量较对照组极显著下降了79%，沉默效率最高；*RmCYP6C71*与*RmCYP6ER1*的相对表达量也分别较对照组极显著下降了76%和70%（图4）。此后，沉默效应随时间推移逐渐减弱，至注射后72 h这3个基因的相对表达量出现不同程度回升，但仍显著低于注射ds*GFP*对照；注射后96 h三者的相对表达量回升至对照的50%~65%，但除*RmCYP6ER1*外其他两个基因与对照相比依然差异显著，表明RNA干扰效应可持续至少96 h，但强度已大幅衰减（图4）。因此，后续试验所有杀虫剂敏感性生物测定均安排在注射后48~96 h进行，确保在基因沉默效应高峰期准确评估其对抗性表型的贡献。

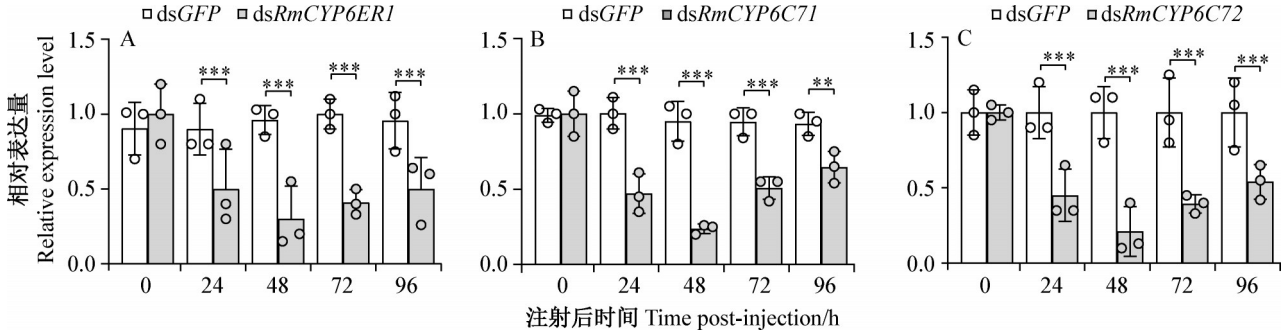


图4 关键P450基因*RmCYP6ER1*（A）、*RmCYP6C71*（B）和*RmCYP6C72*（C）的RNAi沉默效率时序动态

Fig. 4 Temporal dynamics of RNAi silencing efficiency of key P450 genes *RmCYP6ER1* (A), *RmCYP6C71* (B), and *RmCYP6C72* (C)

图中数据为平均数±标准误。**和***表示经Student's *t*检验法检验dsRNA处理组与ds*GFP*对照组之间差异极显著（$P<0.01$和$P<0.001$）。Data are mean±SE. ** and *** indicate extremely significant differences between the dsRNA-treated group and the ds*GFP* control group as determined by Student's *t* test ($P<0.01$ or $P<0.001$).

2.6 P450基因沉默对杀虫剂敏感性的恢复作用

沉默*RmCYP6C72*、*RmCYP6ER1*或*RmCYP6C71*基因后48 h均能显著逆转玉米蚜河南原阳地理种群对吡虫啉与高效氯氟氰菊酯的抗性，但不同基因的沉默导致玉米蚜对不同杀虫剂的敏感性恢复程度不同。与注射ds*GFP*对照组相比，沉默*RmCYP6C72*后河南原阳地理种群对吡虫啉抗性的逆转作用最显著，其LC_{50}从18.95 mg/L急剧降至6.87 mg/L，抗性逆转比高达2.76；沉默*RmCYP6ER1*同样有明显的逆转效应，使LC_{50}降至8.15 mg/L，抗性逆转比为2.32；沉默*RmCYP6C71*也能有效恢复其对吡虫啉的敏感性，LC_{50}降至10.12 mg/L，抗性逆转比为1.87（表4）。沉默*RmCYP6C71*后河南原阳地理种群对高效氯氟氰菊酯抗性的逆转效果最强，其LC_{50}从25.64 mg/L降至9.88 mg/L，抗性逆转比为2.59；沉默*RmCYP6C72*的逆转效果次之，LC_{50}降至10.22 mg/L，抗性逆转比为2.51；沉默*RmCYP6ER1*也能有效恢复玉米蚜对高效氯氟氰菊酯的敏感性，LC_{50}降至13.45 mg/L，抗性逆转比为1.91（表4）。

3 讨论

本研究通过对华北地区10个玉米蚜地理种群的系统监测，揭示了其对吡虫啉和高效氯氟氰菊酯已普遍产生抗性，且呈现出明显的地理异质性，其中，河南原阳地理种群与河南镇平地理种群构成了高抗性群体，在河南省新乡市和安阳市使用这两种杀虫剂防治玉米蚜虫时需与其他不同作用机制的杀虫剂轮换或混用，以延缓两地玉米蚜抗药性的发展。进一步研究发现，玉米蚜的抗性表型与多个P450基因的表达谱存在显著关联，而RNA干扰功能验证试验结果直接证实了这些基因在抗药性形成中的作用，共同指向P450介导的代谢增强是驱动该区域玉米蚜抗药性发展的关键机制。

这种多重抗性格局在分子层面上得到了合理解释，即同一组核心P450基因在两种作用机制迥异的杀虫剂胁迫下均表现出极强的本底表达和诱导响应（张桂健等，2025）。例如，*RmCYP6C71*、*RmCYP6C72*和*RmCYP6ER1*在两种药剂处理下均被强烈诱导。这种广谱、协同的上调模式提示，这些基因可能构成了一个高效的"解毒模块"，使害虫能够应对多种化学胁迫。这与在其他害虫中的研究结论相呼应，例如，棉蚜中的*CYP6CM1*和烟粉虱*Bemisia tabaci*中的*CYP6CM1vQ*均被证实能够代谢新烟碱类和拟除虫菊酯类杀虫剂，从而介导多重抗性（Nauen et al.，2015）。本研究中，*RmCYP6ER1*与桃蚜中代谢新烟碱类的*CYP6CY3*高度同源，而*RmCYP6C71*/*6C72*则

与棉蚜中参与拟除虫菊酯解毒过程的同源基因相似，它们的协同高表达很可能构成了交互抗性的分子基础。这说明在害虫抗药性治理实践中，若轮换或混用作用机制不同但可能被同一套P450酶系代谢的药剂，不仅可能无法延缓抗药性的发展，反而可能加速多重抗性的进化。因此，未来的化学防治策略必须充分考虑药剂代谢途径的重叠性，避免玉米蚜交互抗性的产生。

表4 RNA干扰介导的关键P450基因沉默后玉米蚜河南原阳地理种群对杀虫剂的敏感性

Table 4 Insecticide susceptibility of the Yuanyang population of Rhopalosiphum maidis following RNAi-mediated silencing of key P450 genes

处理 Treatment	杀虫剂 Insecticide	毒力回归方程 Regression equation	R^2	LC_{50}（95%置信区间） LC_{50} (95% confidence limits)/（mg/L）	抗性逆转比 Resistance reversal ratio
ds*GFP*	吡虫啉 Imidacloprid	y=2.60+1.35x	0.95	18.95（15.98−22.47）	1.00
	高效氯氟氰菊酯 Lambda-cyhalothrin	y=1.90+2.30x	0.95	25.64（21.62−30.41）	1.00
ds*RmCYP6C71*	吡虫啉 Imidacloprid	y=3.05+1.85x	0.96	10.12（8.53−12.00）	1.87
	高效氯氟氰菊酯 Lambda-cyhalothrin	y=2.75+2.55x	0.97	9.88（8.33−11.72）	2.59
ds*RmCYP6C72*	吡虫啉 Imidacloprid	y=3.45+2.10x	0.97	6.87（5.79−8.15）	2.76
	高效氯氟氰菊酯 Lambda-cyhalothrin	y=2.65+2.60x	0.98	10.22（8.62−12.12）	2.51
ds*RmCYP6ER1*	吡虫啉 Imidacloprid	y=3.25+1.95x	0.96	8.15（6.87−9.67）	2.32
	高效氯氟氰菊酯 Lambda-cyhalothrin	y=2.45+2.40x	0.96	13.45（11.34−15.95）	1.91

y为死亡率概率值，x为杀虫剂浓度对数值。y is the probit of mortality, x is the logarithmic value of insecticide concentration.

本研究揭示了不同抗性水平玉米蚜种群在应对杀虫剂胁迫时的差异化时序表达策略，为理解抗性表型的动态形成提供了分子动力学视角。如河南镇平和原阳高抗地理种群表现出“快速强力型”响应模式，其核心P450基因在胁迫24 h内即达到表达峰值并能在48 h内维持高位。这种强大的快速动员能力，可能源于长期高选择压力下其基因调控区域发生了适应性变异，或相关转录调控网络处于预激活状态。Hu et al.（2025）在对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*的研究中发现，抗性地理种群*CYP321B1*基因启动子区的顺式突变产生了一个新的Nubbin转录因子结合位点，同时转录因子CncC/Maf也呈现增强表达，二者协同作用导致*CYP321B1*的组成型高表达，从而赋予害虫高水平抗性。类似地，Zhang et al.（2024）在褐飞虱*Nilaparvata lugens*中证实，*CYP4CE1*启动子区的两个点突变增强了FoxO转录因子对该基因的调控作用，导致抗性地理种群中该基因显著高表达，表明顺式调控元件的适应性变异与反式调控因子的预激活，可能是昆虫在长期选择压力下形成P450介导抗性的保守分子机制。相比之下，中抗种群则呈现“持续增强型”响应模式，其基因表达在48 h内进一步上调，这可能是一种在基础解毒能力不足时的补偿性策略；而敏感种群仅表现出微弱且短暂的诱导变化。这些差异化的时序响应模式直观反映了玉米蚜不同种群解毒系统的效能与韧性，是将静态基因表达量与动态抗性表型相联系的关键。

本研究成功通过显微注射dsRNA实现了对河南原阳高抗种群中3个关键P450基因的高效特异性沉默，并在沉默效率峰值期进行了生物测定，结果显示，沉默*RmCYP6C72*后玉米蚜高抗地理种群对吡虫啉抗性的逆转作用最显著，其抗性逆转比达2.76；而沉默*RmCYP6C71*后玉米蚜高抗地理种群对高效氯氟氰菊酯抗性的逆转作用最突出，抗性逆转比为2.59。该结果不仅直接证实了这些基因在玉米蚜对不同杀虫剂抗性中的必要性，还揭示了它们可能在解毒功能上存在一定的底物偏好性或分工协作，构成了功能上既冗余又互补的代谢网络，从而增强了玉米蚜种群抗性的稳健性。RNA干扰试验验证了本研究的核心假设，也为未来探索基于靶向关键抗性基因的新型治理策略如RNA生物农药或基于代谢酶抑制剂的增效剂提供了有价值的候选靶标。

综上所述，本研究证实P450基因介导的代谢增强是华北地区玉米蚜对吡虫啉和高效氯氟氰菊酯产生抗性，尤其是多重抗性的关键机制。筛选出的关键P450基因可作为有效的抗性分子标记，用于该地区玉米蚜抗性的快速诊断与风险预警。基于本研究

结果，建议在已出现高水平多重抗性的地区，应立即调整化学防治策略，避免使用可能被已上调的P450代谢的药剂；应转向采用作用机制全新且不易被现有P450解毒的化合物，或积极推广与农业防治、生物防治及行为调控等相结合的绿色综合治理策略。未来可利用体外酶学试验和代谢组学技术验证这些关键P450对目标杀虫剂的代谢活性与代谢通路；通过比较基因组学、转录调控组学等方法深入解析这些基因在抗性种群中持续高表达的上游调控机制，有助于更完整地揭示抗性进化规律，为制订更具前瞻性和可持续性的害虫治理方案提供科学参考。

参 考 文 献（References）

Bergé JB, Feyereisen R, Amichot M. 1998. Cytochrome P450 monooxygenases and insecticide resistance in insects. Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences, 353(1376): 1701−1705

Chen WB, Shakir S, Bigham M, Richter A, Fei ZJ, Jander G. 2019. Genome sequence of the corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis* Fitch). GigaScience, 8(4): giz033

Chung SH, Jander G. 2022. Inhibition of *Rhopalosiphum maidis* (corn leaf aphid) growth on maize by virus-induced gene silencing with sugarcane mosaic virus. Methods in Molecular Biology, 2360: 139−153

Dong B, Liu XY, Li B, Li MY, Li SG, Liu S. 2022. A heat shock protein protects against oxidative stress induced by lambda-cyhalothrin in the green peach aphid *Myzus persicae*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 181: 104995

Feng YS, Liu T, Ma Y, Huang YQ, Xing YCF, Wu M, Cao R, Dong X, Liu CH, Zhang HY, et al. 2025. Effects of photoperiod and temperature on the growth, development and reproduction of *Melanaphis sacchari* and the corn aphid *Rhopalosiphum maidis* in sorghum fields. Journal of Plant Protection, 52(6): 1457−1466 (in Chinese) [冯榆珊, 刘婷, 马艳, 黄禹琦, 邢元晨妃, 吴萌, 曹睿, 董旭, 刘聪鹤, 张海燕, 等. 2025. 光周期与温度对高粱田高粱蚜和玉米蚜生长发育和繁殖的影响. 植物保护学报, 52(6): 1457−1466]

Hu B, Zhang YT, Xing ZP, Chen XZ, Rao C, Liu KT, Tan AJ, Su JY. 2025. Two independent regulatory mechanisms synergistically contribute to P450-mediated insecticide resistance in a lepidopteran pest, *Spodoptera exigua*. BMC Biology, 23: 122

Jasrotia P, Sharma S, Nagpal M, Kamboj D, Kashyap PL, Kumar S, Mishra CN, Kumar S, Singh GP. 2022. Comparative transcriptome analysis of wheat in response to corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* F. infestation. Frontiers in Plant Science, 13: 989365

Li YR, Li Y, Zhang LJ, Li TT, Liu XN, Liu N. 2025. Cloning and functional analysis of *CYP4M131* in tomato leafminer *Tuta absoluta*. Journal of Plant Protection, 52(1): 40−51 (in Chinese) [李亚茹, 李源, 张连军, 李婷婷, 刘小宁, 刘宁. 2025. 番茄潜叶蛾*CYP4M131*基因克隆及功能分析. 植物保护学报, 52(1): 40−51]

Li ZX, Li WH, Mu Q, Zhu YC, Qin WW, Shi XB, He YP. 2024. Rifampicin synergizes the toxicity of insecticides against the green peach aphid, *Myzus persicae*. Ecotoxicology and Environmental Safety, 276: 116291

Ma WH, Xu L, Hua HX, Chen MY, Guo MJ, He K, Zhao J, Li F. 2021. Chromosomal-level genomes of three rice planthoppers provide new insights into sex chromosome evolution. Molecular Ecology Resources, 21(1): 226−237

Nauen R, Wölfel K, Lueke B, Myridakis A, Tsakireli D, Roditakis E, Tsagkarakou A, Stephanou E, Vontas J. 2015. Development of a lateral flow test to detect metabolic resistance in *Bemisia tabaci* mediated by CYP6CM1, a cytochrome P450 with broad spectrum catalytic efficiency. Pesticide Biochemistry and Physiology, 121: 3−11

Niu JZ, Yang WJ, Tian Y, Fan JY, Ye C, Shang F, Ding BY, Zhang J, An X, Yang L, et al. 2019. Topical dsRNA delivery induces gene silencing and mortality in the pea aphid. Pest Management Science, 75(11): 2873−2881

Ullah F, Gul H, Tariq K, Desneux N, Gao XW, Song DL. 2020. Functional analysis of cytochrome P450 genes linked with acetamiprid resistance in melon aphid, *Aphis gossypii*. Pesticide Biochemistry and Physiology, 170: 104687

Wang TY, Wang KJ, Wang CH, Zhao YB, Tao Z, Li JY, Wang L, Shi J, Huang SJ, Xie CX, et al. 2023. Combining quantitative trait locus mapping with multiomics profiling reveals genetic control of corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis*) resistance in maize. Journal of Experimental Botany, 74(12): 3749−3764

Wang ZJ, Liang CR, Shang ZY, Yu QT, Xue CB. 2021. Insecticide resistance and resistance mechanisms in the melon aphid, *Aphis gossypii*, in Shandong, China. Pesticide Biochemistry and Physiology, 172: 104768

Yang CL, Meng JY, Wei YL, Huang QY, Zhang CY. 2025. Response mechanisms of *MpCYP4C1* and *MpCYP6K1* genes in green peach aphid *Myzus persicae* to UV-B-induced tobacco defense. Journal of Plant Protection, 52(5): 1129−1137 (in Chinese) [杨昌利, 孟建玉, 韦银龙, 黄求应, 张长禹. 2025. 烟蚜*MpCYP4C1*和*MpCYP6K1*基因对UV-B诱抗烟草防御的响应机制. 植物保护学报, 52(5): 1129−1137]

Zhang CN, Du SK, Liu RF, Dai W. 2022. Overexpression of multiple cytochrome P450 genes conferring clothianidin resistance in *Bradysia odoriphaga*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 70(25): 7636−7643

Zhang HH, Lin XM, Yang BJ, Zhang LC, Liu ZW. 2024. Two point mutations in *CYP4CE1* promoter contributed to the differential regulation of *CYP4CE1* expression by FoxO between susceptible and nitenpyram-resistant *Nilaparvata lugens*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 72(3): 1779−1786

Zhang GJ, Guo L, Wan H. 2025. Researches advances in pest chemosensory system in insecticide resistance. Journal of Plant Protection, 52(2): 267−273 (in Chinese) [张桂健, 郭乐, 万虎. 2025. 化学感受系统在害虫抗药性中的研究进展. 植物保护学报, 52(2): 267−273]

（责任编辑：李美娟）