

# INSECT

## 昆虫抗药性的遗传与进化

唐振华 吴士雄 著



HEREDITY AND EVOLUTION  
OF INSECT RESISTANCE  
TO PESTICIDES

上海科学技术文献出版社

**昆虫抗药性的遗传与进化**  
**HEREDITY AND EVOLUTION**  
**OF INSECT RESISTANCE TO**  
**PESTICIDES**

唐振华 吴士雄 著

上海科学技术文献出版社

责任编辑：陆 琦

封面设计：何永平

昆虫抗药性的遗传与进化

唐振华 吴士雄 著

\*

上海科学技术文献出版社出版发行

(上海市武康路 2 号 邮政编码 200031)

全国新华书店经销

江苏常熟市人民印刷厂印刷

\*

开本  $850 \times 1168$  1/32 印张 10.75 字数 298 000

2000 年 2 月第 1 版 2000 年 2 月第 1 次印刷

印数：1—2 000

ISBN 7-5439-1530-8/Q·030

定价：(精装) 45.00 元

## 内 容 简 介

本书从个体、细胞、分子、基因和群体水平阐述了昆虫抗药性的遗传与进化,主要由抗性的形式遗传、分子遗传和群体遗传三部分组成。对于未涉及过分子遗传学的读者,本书增加了有关分子遗传的基础内容。

全书共分四个方面:1. 昆虫抗药性的形式遗传;2. 基础分子遗传学;3. 涉及代谢抗性和靶标抗性的昆虫抗药性分子遗传学;4. 昆虫抗药性群体遗传学及其应用。

本书是一本颇具特色、体系新颖、基础理论与实际应用并重的专著。在内容安排上注重科学性、先进性、系统性和条理性,全书力求突出一个“新”字,即引用新资料,介绍新技术,报道新动向、新成果。该书不仅对昆虫毒理学、植物保护学和农药学等的教学与研究,而且对其他生物技术、分子生物学、分子遗传学和群体遗传学等学科的教学与研究都有很好的参考价值。本书可作为昆虫毒理学、农药学、生物学、生物化学、神经生理学、医学和农林等专业的研究生及教师的教学用书,也可作为有关科研人员的参考书。

# 序 一

唐振华教授与吴士雄先生合著的《昆虫抗药性的遗传与进化》一书的出版是农药界的一大喜事。

昆虫抗药性的遗传与进化的研究虽然有相当的历史，但作为一门学科，无疑是一门边缘科学。唐振华教授从事这方面的研究已有数十年，有很高的造诣，并曾编著过多本专著，在国内外均有一定的知名度。他与数十年来从事农药管理与害虫防治的吴士雄先生合编此书，真可谓是“珠联璧合”，相得益彰。

唐、吴两位合著的此书，不仅是他们数十年来工作的总结与体会，同时也涉及了当今世界最新研究成果，使该书既对以往的研究情况有较为全面的介绍，亦及时报道了国内外的研究现况与趋向。

该书可使读者从理论上全面了解害虫抗药性的机理。其从个体、细胞、分子、基因和群体水平对昆虫抗药性进行了系统、全面的介绍，具有很高的学术水平。同时，该书又专门介绍了“分子遗传学”，通过深入浅出的阐述，使更多的读者能通过该书了解和掌握此门知识。

通过对该书的学习，可使从事农药应用和生产的科技人员进一步从本质上掌握有关知识，并由此提高对付抗药性的手段。对于从事杀虫剂创新与开发的科技人员而言，通过对这方面知识的了解，将有助于新农药的分子设计，从而推动新农药的创新。

总之，该书不仅是唐、吴两位先生长期工作的总结，也是一本颇有参考价值的文献资料。同时，亦为一本具有相当学术水平

的教学材料。该书的出版,无疑是唐、吴两位先生对我国农药界的一大奉献。

沈宣初

中国工程院院士  
国家南方农药创制中心上海基地  
上海市农药研究所  
一九九九年一月二十日

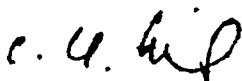
## 序 二

昆虫一旦产生抗药性,如果治理不当,会导致农作物遭受重大的损失,使传播疾病的媒介昆虫死灰复燃。当今世界各国非常重视昆虫抗药性的研究和抗性治理。

昆虫抗药性的研究是要了解抗药性昆虫能忍受杀死绝大多数个体的杀虫剂剂量而存活下来的原因,以及这种抵抗杀虫剂的能力是如何遗传和进化的问题。只有阐明这些原因和问题之后,才能对昆虫抗药性进行有效的治理。此书从个体、细胞、分子、基因和群体水平对昆虫抗药性的形式遗传、分子遗传和群体遗传进行了系统、全面和深入的阐述。

我在昆虫抗药性方面所知有限。自进入农药企业行列后,即与昆虫学及有关学科逐渐脱离。因兴趣所在,虽时仍涉足,然公司业务逼人,作辍无常,专业知识早已久荒,焉敢受邀为此书作序。

惟唐振华先生专攻昆虫抗药性研究卅余年,发表的专著、论著颇丰,对中国昆虫抗药性方面的研究贡献良多,而吴士雄先生曾主持杀虫剂的技术应用、管理和害虫防治工作十余年,滋多建树。加之,我与唐、吴两位先生为认识十余年的昆虫学界同仁,故乐为之序。希望此书之作能裨益中国昆虫抗药性特别是抗性分子遗传的研究,并嘉惠从事昆虫抗药性研究的青年学者们。



谢昭彦博士

研究开发部总经理

德国艾格福中国有限公司

一九九九年一月二十二日于北京

# 前 言

害虫抗药性是直接关系到人类健康、农业持续发展、生态环境和农药发展的棘手问题。作者虽然从事害虫抗药性研究已有30多年,但真正从事这方面的研究是从60年代末开始的。当时主要致力于建立抗性测定方法及抗性调查,在这基础上,于1983年撰写并出版了我国第一本有关害虫抗药性的专著——《农业害虫抗药性》。随后,在80年代从国外回来后转入抗性机理、抗性遗传和抗性治理的研究,并于1993年又撰写出版了《昆虫抗药性及其治理》。在90年代我和我的同事们又将研究重点转向抗性分子遗传学,并与冷欣夫教授和王荫长教授一起主编出版了《杀虫剂分子毒理学及昆虫抗药性》。

尽管上述的这些研究对我国害虫抗药性的研究起到了“抛砖引玉”的作用,但通过几十年的研究,使我们认识到害虫抗药性研究的核心问题应是进一步研究抗性昆虫对杀虫剂的抵抗能力是如何遗传、调节和进化的,而国内外尚无此方面的专著,于是与吴士雄先生一起策划撰写《昆虫抗药性的遗传与进化》,试图从个体、细胞、分子、基因和群体水平来阐明昆虫抗药性的遗传和进化的规律。这一计划一出来就得到艾格福(AgrEvo)公司北京办事处首席代表谢昭彦博士的赏识和支持。与此同时,又得到了上海科学技术文献出版社的支持,在此深表感谢!

本书主要由有机联系的三个部分组成,即抗性的形式遗传、分子遗传和群体遗传。此外,为了使未涉及过《分子遗传学》的读者便于了解书中有关昆虫抗性分子遗传学的内容,增加了有关分子遗传学的基础内容。又因为抗性分子遗传学内容较丰富,又是本书的核心,故将其分为代谢抗性和靶标抗性分别加以详述。因此,本书涉及以下四个方面:1. 昆虫抗药性的形式遗传,主要包括基因与染



色体、抗性遗传方式的测定、标记品系在抗性遗传中的应用;2. 基础分子遗传学,主要包括 DNA 和基因结构、真核生物 DNA 的转录、翻译和调控以及昆虫抗药性分子遗传学研究中涉及的主要分子生物学技术;3. 昆虫抗性分子遗传学,主要涉及代谢抗性分子遗传学和靶标抗性分子遗传学。代谢抗性分子遗传学包括酯酶的基因及其扩增、P450 单加氧酶和谷胱甘肽 S-转移酶的基因及其表达与调控。靶标抗性分子遗传学包括乙酰胆碱酯酶的分子结构、基因结构、进化以及突变与抗性的关系,神经钠离子通道的分子结构与功能,击倒抗性(*kdr*)的分子机理、突变的定位及其在抗性中的作用、我国抗性棉铃虫与钠通道的关系,GABA 受体氯离子通道的分子结构、药理作用、杀虫剂对 GABA 受体的作用、环戊二烯抗性(*Rdl*)的分子生物学、*Rdl* 突变在昆虫中的保守性以及 *Rdl* 基因的转录分析;4. 昆虫抗药性群体遗传学及其应用,主要包括群体遗传学和数量遗传学的基本原理,昆虫抗药性的进化以及抗性种群的数量遗传学及其应用。

本书的内容既反映了我们研究室近年来的研究进展,又反映了该领域,特别是抗性分子遗传学研究的最新进展。全书尽可能突出一个“新”字,即引用新资料、介绍新技术、反映新动向和报道新成果,但由于篇幅有限,在每章后面只能列出主要参考文献。

本书完成后得到了中国工程院院士沈寅初教授和德国 AgrEvo 公司驻北京首席代表谢昭彦博士的关怀和支持,并在百忙之中为拙作写序,深表感谢!

在此还要衷心感谢环境毒理研究中心秘书庄佩君女士为我处理里里外外的日常事务,让我腾出时间集中精力撰稿。感谢台湾中兴大学昆虫学系孙志宁教授和台湾大学昆虫植物病虫害学系徐尔烈教授提供了非常有价值的珍贵资料。此外,莫建初博士、董育新博士和在职硕士生吴峻同志为我查阅了大量文献,朱福兴博士和韦存虚硕士以及袁建中同志打印文稿,扫描插图,在此一并感谢!

作者科研和社会工作繁重,而该领域又是多种学科交叉的一门科学,而本人的知识水平有限,深感责任重大,只能夜以继日地

工作和学习,唯望以勤补拙,尽可能地减少谬误。仅以此书向前辈祈求赐教,与同辈切磋,与后辈共学共勉!恳请广大读者批评指正、赐教,不胜感激!

唐振华

中国科学院上海昆虫研究所

一九九九年一月于上海

# 目 录

序一

序二

前言

|                                       |    |
|---------------------------------------|----|
| <b>1 昆虫抗药性的形式遗传</b>                   | 1  |
| 1.1 引言                                | 1  |
| 1.2 基因与染色体                            | 1  |
| 1.3 抗性遗传方式的测定                         | 5  |
| 1.3.1 抗性的显隐性                          | 6  |
| 1.3.2 细胞质影响                           | 6  |
| 1.3.3 性连锁和常染色体遗传                      | 7  |
| 1.3.4 LD-p 线在抗性遗传中的应用                 | 7  |
| 1.3.4.1 单因子遗传                         | 7  |
| 1.3.4.2 双因子遗传                         | 8  |
| 1.3.4.3 多因子遗传                         | 12 |
| 1.3.5 应用 LD-p 线来确定抗性遗传方式的实例           | 12 |
| 1.3.6 在应用 LD-p 线测定抗性遗传方式时应注意的<br>几个问题 | 15 |
| 1.3.6.1 测定时的剂量浓度问题                    | 15 |
| 1.3.6.2 主要基因和次要基因问题                   | 16 |
| 1.3.6.3 RR、RS 和 SS 基因型 LD-p 线重叠的问题    | 16 |
| 1.4 标记品系在抗性遗传中的应用                     | 18 |
| 1.4.1 家蝇标记品系的应用                       | 18 |
| 1.4.2 测定抗性因子对杀虫剂敏感度的影响                | 21 |
| 1.4.3 家蝇主要抗性因子的连锁分析                   | 24 |
| 1.4.3.1 染色体 I 的连锁群                    | 24 |

|          |                          |           |
|----------|--------------------------|-----------|
| 1.4.3.2  | 染色体Ⅲ的连锁群 .....           | 25        |
| 1.4.3.3  | 染色体Ⅳ的连锁群 .....           | 26        |
| 1.4.3.4  | 染色体Ⅴ的连锁群 .....           | 26        |
| 1.4.3.5  | 染色体Ⅵ的连锁群 .....           | 26        |
| 1.4.4    | 染色体Ⅱ上的代谢抗性基因图谱 .....     | 26        |
| 1.4.4.1  | 抗性基因座位的测定 .....          | 28        |
| 1.4.4.2  | 抗性基因的位置与抗性的关系 .....      | 29        |
|          | 主要参考文献 .....             | 32        |
| <b>2</b> | <b>基础分子遗传学 .....</b>     | <b>35</b> |
| 2.1      | DNA 和基因结构 .....          | 35        |
| 2.1.1    | 引言 .....                 | 35        |
| 2.1.2    | DNA 的分子结构与功能 .....       | 36        |
| 2.1.3    | RNA 的分子结构 .....          | 37        |
| 2.1.4    | 基因及其组织 .....             | 38        |
| 2.1.5    | DNA 的复制 .....            | 43        |
| 2.1.5.1  | 复制起始于复制原点(复制原始区) .....   | 43        |
| 2.1.5.2  | DNA 的不连续复制 .....         | 44        |
| 2.1.5.3  | DNA 复制中的 RNA 引物 .....    | 45        |
| 2.1.5.4  | 真核生物中的 DNA 复制 .....      | 45        |
| 2.1.5.5  | 末端的端粒 .....              | 47        |
| 2.1.6    | 突变 .....                 | 47        |
| 2.1.6.1  | 突变的分子机理 .....            | 48        |
| 2.1.6.2  | 由突变产生的影响 .....           | 50        |
| 2.1.7    | DNA 的遗传信息 .....          | 53        |
| 2.2      | 真核生物 DNA 的转录、翻译和调控 ..... | 55        |
| 2.2.1    | 引言 .....                 | 55        |
| 2.2.2    | RNA 的合成-转录 .....         | 55        |
| 2.2.2.1  | RNA 聚合酶及其作用 .....        | 56        |
| 2.2.2.2  | 操纵子及其结构 .....            | 59        |
| 2.2.2.3  | 真核生物的启动子及转录的起始 .....     | 59        |
| 2.2.2.4  | 转录的起始、延伸和终止 .....        | 62        |

|                                                                           |    |
|---------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.2.2.5 RNA 转录物长于基因 .....                                                 | 62 |
| 2.2.3 mRNA 前体的修饰与加工 .....                                                 | 62 |
| 2.2.3.1 RNA 分子的末端修饰 .....                                                 | 63 |
| 2.2.3.2 切除内含子 .....                                                       | 64 |
| 2.2.4 基因转录的顺式调节 .....                                                     | 65 |
| 2.2.4.1 启动子的选择 .....                                                      | 65 |
| 2.2.4.2 增强子及其作用机理 .....                                                   | 66 |
| 2.2.4.3 负调控元件——沉默子 .....                                                  | 66 |
| 2.2.4.4 转座元件的调控 .....                                                     | 66 |
| 2.2.5 基因转录的反式作用因子 .....                                                   | 69 |
| 2.2.5.1 反式作用因子 .....                                                      | 69 |
| 2.2.5.2 反式作用因子的基本结构和主要功能域 .....                                           | 70 |
| 2.2.6 翻译 .....                                                            | 71 |
| 2.2.7 真核生物的基因调控 .....                                                     | 75 |
| 2.3 昆虫抗药性分子遗传学研究中涉及的主要分子生物<br>学技术 .....                                   | 80 |
| 2.3.1 引言 .....                                                            | 80 |
| 2.3.2 核酸分子杂交技术 .....                                                      | 81 |
| 2.3.2.1 Southern 印迹法(Southern blotting) .....                             | 82 |
| 2.3.2.2 Northern 印迹法(Northern blotting) .....                             | 82 |
| 2.3.2.3 Western 印迹法(Western blotting) .....                               | 83 |
| 2.3.2.4 Southwestern 印迹杂交(Southwestern blotting-hybr-<br>idization) ..... | 83 |
| 2.3.2.5 斑点印迹法和狭线印迹法 .....                                                 | 83 |
| 2.3.2.6 原位杂交(in situ hybridization) .....                                 | 85 |
| 2.3.3 细菌转化 .....                                                          | 86 |
| 2.3.4 聚合酶链反应(polymerase chain reaction,<br>PCR) .....                     | 87 |
| 2.3.4.1 PCR .....                                                         | 87 |
| 2.3.4.2 PCR 引物 .....                                                      | 88 |
| 2.3.5 RT-PCR 与 RNA 分析 .....                                               | 90 |

|          |                                   |     |
|----------|-----------------------------------|-----|
| 2.3.6    | 基因克隆                              | 92  |
| 2.3.6.1  | cDNA 文库                           | 92  |
| 2.3.6.2  | 基因组文库                             | 93  |
| 2.3.7    | 基因定位克隆                            | 95  |
| 2.3.7.1  | DNA 限制性片段长度多态性(RFLP)              | 95  |
| 2.3.7.2  | 染色体步移                             | 96  |
|          | 主要参考文献                            | 98  |
| <b>3</b> | <b>昆虫抗药性分子遗传学</b>                 | 99  |
| 3.1      | 概述                                | 99  |
| 3.2      | 代谢抗性分子遗传学                         | 102 |
| 3.2.1    | 酯酶基因及其扩增                          | 103 |
| 3.2.1.1  | 桃蚜中与抗性有关的酯酶基因及其扩增                 | 104 |
| 3.2.1.2  | 库蚊中的酯酶基因及其扩增                      | 113 |
| 3.2.2    | P450 基因及其表达与调控                    | 129 |
| 3.2.2.1  | 引言                                | 129 |
| 3.2.2.2  | P450 基因的命名以及昆虫中的 P450 基因          | 130 |
| 3.2.2.3  | 与昆虫抗药性有关的 P450 基因及其表达             | 141 |
| 3.2.2.4  | 抗性昆虫 P450 基因的调控机理                 | 151 |
| 3.2.2.5  | P450 的定向进化同源基因                    | 156 |
| 3.2.3    | 谷胱甘肽 S-转移酶(GST)的基因及其调控            | 157 |
| 3.2.3.1  | 引言                                | 157 |
| 3.2.3.2  | GST 的结构与功能                        | 158 |
| 3.2.3.3  | GST 基因结构与调控                       | 160 |
| 3.2.3.4  | GST Theta( $\theta$ )类以及 GST 基因进化 | 162 |
| 3.2.3.5  | 与抗性有关的 GST 基因及其调控                 | 164 |
| 3.3      | 靶标抗性分子遗传学                         | 190 |
| 3.3.1    | 乙酰胆碱酯酶(AChE)的基因结构、进化和突变           | 190 |
| 3.3.1.1  | 引言                                | 190 |
| 3.3.1.2  | 胆碱酯酶家族及其进化                        | 192 |
| 3.3.1.3  | 胆碱酯酶的进化                           | 195 |

|         |                                           |     |
|---------|-------------------------------------------|-----|
| 3.3.1.4 | 乙酰胆碱酯酶的分子构型和分子种 .....                     | 197 |
| 3.3.1.5 | 昆虫乙酰胆碱酯酶的基因结构 .....                       | 201 |
| 3.3.1.6 | 乙酰胆碱酯酶与有机磷和氨基甲酸酯抗性的关系 .....               | 216 |
| 3.3.2   | 击倒抗性( <i>Kdr</i> )与钠通道基因突变 .....          | 218 |
| 3.3.2.1 | 引言 .....                                  | 218 |
| 3.3.2.2 | 钠离子通道的结构与功能 .....                         | 218 |
| 3.3.2.3 | 与击倒抗性( <i>Kdr</i> )有关的三个学说 .....          | 233 |
| 3.3.2.4 | 突变的定位及其在抗性中的作用 .....                      | 245 |
| 3.3.2.5 | 我国抗性棉铃虫与钠通道的关系 .....                      | 248 |
| 3.3.3   | $\gamma$ -氨基丁酸受体氯离子通道与昆虫的抗药性 .....        | 252 |
| 3.3.3.1 | 引言 .....                                  | 252 |
| 3.3.3.2 | GABA <sub>A</sub> 受体氯离子通道的分子结构 .....      | 253 |
| 3.3.3.3 | GABA <sub>A</sub> 受体的药理作用以及杀虫剂对其的作用 ..... | 254 |
| 3.3.3.4 | <i>Rdl</i> 的分子生物学 .....                   | 260 |
| 3.3.3.5 | <i>Rdl</i> 突变在昆虫中的保守性 .....               | 269 |
| 3.3.3.6 | 果蝇 <i>Rdl</i> 基因的转录分析 .....               | 272 |
|         | 主要参考文献 .....                              | 276 |
| 4       | 抗性群体遗传学及其应用 .....                         | 283 |
| 4.1     | 前言 .....                                  | 283 |
| 4.2     | 群体遗传学和数量遗传学的基本原理 .....                    | 284 |
| 4.2.1   | 群体遗传学的基本原理 .....                          | 284 |
| 4.2.1.1 | 配子的随机结合 .....                             | 285 |
| 4.2.1.2 | 基因型的平衡 .....                              | 285 |
| 4.2.1.3 | 基因频率的变化 .....                             | 286 |
| 4.2.2   | 数量遗传学的基本原理 .....                          | 288 |
| 4.2.2.1 | 数量性状的遗传 .....                             | 288 |
| 4.2.2.2 | 遗传力 .....                                 | 289 |
| 4.3     | 昆虫抗药性的进化 .....                            | 290 |
| 4.3.1   | 抗性种群的遗传结构及其进化规律 .....                     | 290 |
| 4.3.2   | 影响抗性进化的主要因子 .....                         | 291 |
| 4.3.2.1 | 抗性等位基因的起始频率 .....                         | 291 |

|              |                           |     |
|--------------|---------------------------|-----|
| 4.3.2.2      | 表达抗性的基因数 .....            | 291 |
| 4.3.2.3      | 抗性基因的显性度及有效显性 .....       | 292 |
| 4.3.2.4      | 抗性基因的适合度 .....            | 292 |
| 4.3.2.5      | 迁移与抗性关系的研究 .....          | 292 |
| 4.3.2.6      | 选择压 .....                 | 295 |
| 4.3.3        | 抗性演化的数量模型及其应用 .....       | 300 |
| 4.3.3.1      | 与抗性频率变化有关的模型 .....        | 301 |
| 4.3.3.2      | 反映抗性基因频率在种群动态中变化的模型 ..... | 305 |
| 4.3.4        | 抗性种群的数量遗传学及其应用 .....      | 312 |
| 4.3.4.1      | 抗性种群的现实遗传力及其评估 .....      | 312 |
| 4.3.4.2      | 影响害虫种群抗性现实遗传力估计值的因素 ..... | 314 |
| 4.3.4.3      | 抗性现实遗传力在抗性进化中的应用 .....    | 315 |
| 4.3.5        | 模型的验证 .....               | 319 |
| 4.3.5.1      | 抗性模型昆虫的组建 .....           | 319 |
| 4.3.5.2      | 抗性模型昆虫在模拟试验中的应用 .....     | 319 |
| 4.3.5.3      | 抗性治理策略的验证 .....           | 320 |
| 主要参考文献 ..... |                           | 323 |



# 1 昆虫抗药性的形式遗传

## 1.1 引言

昆虫抗药性的形式遗传(formal genetics)是指抗性因子的遗传方式。众所周知,昆虫产生抗性的各种机理,主要包括表皮穿透作用降低,与代谢抗性有关的酯酶、GST 和脱氯化氢酶,以及靶标酶 AChE 敏感度降低和神经敏感度降低等,都是由遗传因子决定的。各国学者早在 50~60 年代就对抗性的形式遗传作了研究,并在 70 年代对抗性的生化遗传研究取得了进展,这些研究为 80 年代的抗性分子遗传学打下了良好的基础。目前已进入抗性基因的调控和表达的研究。我国有关昆虫抗药性的形式遗传研究起步较晚,作者在 1982 年率先就淡色库蚊(*Culex pipiens pallens*)对马拉硫磷抗药性的形式遗传进行了研究。在国外 Crow (1957, 1960), Brown (1963~1964, 1967a, b), Hoskins (1963, 1967), Georghiou (1965, 1967, 1969), Davidson 和 Mason (1963), Klassen (1966), Milani (1960, 1962, 1963), Oppenoorth (1965), Plapp 等 (1976), 王澄清 (1981), Tsukamoto (1983), Plapp 和 Wang (1983) 和 Plapp (1986) 等先后对抗性遗传的研究作了详细的评述,现将有关抗性遗传所涉及的基本理论和有关技术,以及最近的新进展作一比较详细的阐述。

## 1.2 基因与染色体

在通常的二倍体的细胞或个体中,能维持配子或配子体正常