

(内部参考)

國外農林科技動態

(农业部分)

1

广东农林学院教育革命组编

一九七三年三月

毛主席语录

中国人民有志气，有能力，

目 录

昆虫防治的不育原理——发展史和新进展.....	(1)
遗传不育及其在压缩鳞翅目虫口上的应用.....	(9)
钴 ⁶⁰ 辐射舞毒蛾 (<i>Lymantria dispar</i> L.) 雄蛹对雄蛾 生物学机能的影响.....	(17)
猪枝原体性肺炎：自动免疫和被动免疫.....	(22)
猪的配种管理.....	(27)
桑瘦蝇（蚊）的防除.....	(32)
蚕桑文摘：.....	(37)
重金属类对桑蚕的影响	
桑树贮藏物质对展开器官的生长的影响	
桑硬木插条的发根与萘乙酸处理浓度和时间的关系	
V字理论稻作概要.....	(39)

昆虫防治的不育原理

— 发展史和新进展

(美) R. C. Bushland

导 言

我被邀提出这一报告,是因为我有幸参加旨在发展根治害虫技术的第一次昆虫不育试验。随后20年在这一研究领域中,我又有机会和昆虫遗传学、细胞学以及放射生物学方面年青的专家共事并向他们学习。我不打算罗列冗长的用作不育试验的昆虫的名录来使大家厌烦,这方面的资料已由拉昌斯(Lachance)等加以综述,在国际原子能协会最近的刊物上将进一步发表。今天我想谈的是,昆虫学的这一仍不失为新颖的领域是如何发展起来的,以及在控制昆虫繁殖研究工作中那些我认为具有广阔前景的新进展。

旋皮蝇的根治

我们的叙述从1933年开始。那年佐治亚州从得克萨斯州运进了一批受旋皮蝇侵害的牛群,旋皮蝇(*Cochliomyia hominivorax*(Coquerel))便这样偶然引进。旋皮蝇是热血动物的专性寄生虫,只在西半球才有,在热带和亚热带才能终年生存。在美国,只在毗邻墨西哥的那几州的最热的地区才能越冬,每年夏季向北蔓延几百哩,但最远不超过密西西比河以东。

1933年,旋皮蝇在美国东南部从佐治亚州蔓延到佛罗里达州。佛罗里达是一个亚热带半岛,旋皮蝇可以在那里越冬。那年夏天,美国东南部大部分地区的牲畜受到侵害,但其蔓延范围尚未达到与从得克萨斯州越冬地区往北迁飞的旋皮蝇相汇合。因此,这一新的隔离的群体在夏季广为蔓延,但在冬季只限于佛罗里达半岛的五万平方哩的地区。

美国农业部工作人员研究了这一新生境的旋皮蝇的生物学,并和畜主及该州的农业官员一道来进行根治。他们采用的方法是用杀幼虫药剂治疗伤口和用拒蝇剂保护牲畜。由于旋皮蝇是幼虫期专性寄生虫,主要在畜体上繁殖,大家指望通过一次治疗伤口的周密防治计划就可以减少以至灭绝虫口。从1935年到1937年实行的这一防治计划确实减少了虫口,但却未能根除。它还能在被遗漏的牲畜及野兽身上生存下来。

这时,尼普林(E. F. Knipling)是东南地区1935—1937年旋皮蝇生物学的研究人员之一。1937年他调到得克萨斯州的墨拉德(Menard)研究所。该所的梅尔文(Melvin)和布什兰德(Bushland)二人通过在用碎肉、血、水和防腐剂组成的培养基上繁殖幼虫的

方法饲养了一大群健壮的旋皮蝇群体。成虫装在饲养笼里，以便观察。尼普林察觉到，在进入成虫期第3至第5天，饲养笼内有大量交配活动进行，随后虽然雄蝇继续追逐雌蝇，但却很少交配。经过和墨拉得研究所同事们商量，尼普林认为，雌蝇可能只交配一次。他提出，如果雌蝇是单配性，那么只要能找出一种使雄蝇不育的方法来（并且实验室饲养花费不大），就有可能根除佛罗里达的旋皮蝇虫口。他认为，放出数量超过本地虫口的不育蝇，并结合化学防治和合理的牲畜饲养，可以遏止本地蝇的繁殖。当时，尼普林和我得知马勒（Muller）已经试验成功了一种用X射线照射果蝇（*Drosophila*）雄蝇以增进突变率的技术。然而我们还没有认识到辐射能导致不育。我们在墨拉得研究所的任务是研究改进防治旋皮蝇的杀幼虫药剂的室内和野外试验。不久，我们改换了研究课题，直到1946年才重新对旋皮蝇进行研究。那时尼普林已被提升为昆虫植物检疫局危害人畜昆虫科的领导人。牲畜昆虫研究工作统一在得克萨斯州柯维尔（Kerrville）的一个新成立的研究所进行，我就在那里工作。二次世界大战期间用来筛选作为军用杀虫剂的成千种有机化合物，现在用来筛选作为防治为害牲畜、家禽的昆虫和蜘蛛的毒杀剂和忌避剂。因此尼普林建议同时研究旋皮蝇的交配习性和不育技术，而不育技术可以控制由于应用各种化学药剂毒杀后残存的旋皮蝇种群来实现。然而通过这些筛选实验并未发现任何化学不育剂。

直到1950年，俄勒冈州科伐利斯（Corvallis）昆虫研究所的研究领导人林奎斯特（Lindquist）提醒我们重视马勒的研究报告，我们才了解到辐射诱发显性致死突变能导致不育。尼普林写信给马勒，谈到了准备在佛罗里达根治旋皮蝇的梗概，并问马勒是否有可能对一种蝇类诱发完全不育而它仍能在自然界生存并能进行交配竞争。马勒不能作出肯定，但认为值得一试。于是我们就着手试验。

在预备试验中，使用X射线获得成功。然后又进行 γ 辐射试验，又获得成功。试验表明，对羽化前两天的蛹进行辐射效果最好。雄蝇不育剂量为2,500伦；雌蝇不育剂量为5,000伦；蛹显然能经受20,000伦剂量。后来由于不可能把雌蝇雄蝇分开，第一次野外试验时采用了5,000伦的剂量。用5,000伦剂量不育的雌蝇还产了少数不育卵。这些不育卵把试验结果弄混杂了，使我们分不清那些是我们放出雌蝇所产，那些是当地雌蝇与不育雄蝇交配所产。因此在1954年我们使用7,500伦剂量。因为蛹经过这一剂量处理的雌蝇不能产卵。从此以后，标准剂量一直为7,500伦 \pm 10%，对羽化前两天的蛹进行处理。

从1952年开始，我们在佛罗里达以西的逊尼贝尔岛（Sanibel）上进行野外试验。首先我们放出用 P^{32} 标记的已受精的蝇，用手提测量计探测放出来的蝇及其所产卵的放射性。有些放出蝇在碎肉培养基上培养；有些蝇取食有 P^{32} 注射的牛体上培养，以观察在动物身上和在人工食物上培养的旋皮蝇的反应是否相同。试验结果还表明，如果我们每周每平方哩放100不育蝇再加上同等数量的雌蝇（因为实际上不可能将雌雄分开），放出蝇就可以大大超过本地蝇的数量。以这一比率放蝇，我们控制住了逊尼贝尔岛上的旋皮蝇。但由于大陆未经处理的可育蝇可以飞越到岛上来，我们未能达到在该岛根除旋皮蝇的目的。

库腊骚岛（Curacao）的试验实际上是我们根治旋皮蝇所取得的第一次成功。起先每周每平方哩放100不育蝇，试验失败；但每平方哩放400不育蝇，试验就成功了。

库腊骚岛试验成功后，尼普林写了一篇论文，第一次阐述了他18年前就开始提出的理论。同时林奎斯特也发表了他的旋皮蝇虫口田间分布情况的估计。

库腊骚岛面积仅170平方哩，每周放蝇只需136,000只。用这样小规模试验的结果来作为考虑整个佛罗里达州根治计划的基础是不切实际的。为此必需在较大地区进行预演性试验。我们在靠近大西洋岸的肯尼迪角（Cape Kennedy）附近选择了一块2,000平方哩的地区。这里的旋皮蝇比库腊骚岛还要多。我们以每周每方平哩放500不育蝇的剂量试验10周。因为这一地区没有隔离，我们并不打算在这里根治。然而我们却发现，在处理地区中心附近的牲畜的诱蝇伤口上收集的虫卵和库腊骚岛上虫口开始下降时收集的虫卵的不育程度相同。因此我们认为，试验结果可以作为佛罗里达根治计划的基础。加之不育蝇大量培育和大规模撒播的经验也表明这一技术是可行的。

美国根治旋皮蝇的计划是由农业和农业部研究局的动物健康科主持制订的。参与制订的还有各有关州的农业机构，并得到昆虫研究科的大力支持。

佛罗里达州的根治工作从1958年1月开始，起先使用预演试验厂的设备培养不育蝇。从1月到7月，一种新式的具有培育6,000万蝇能力的大规模培育设备在佛罗里达州西布林（Sebring）加工赶制。试验厂每周生产100万不育蝇，后来增加到1,400万。早期放蝇利用了气候特别寒冷旋皮蝇的越冬地区局限在佛罗里达半岛南半部的有利时机。由于试验厂生产的不育蝇不能满足整个越冬地区的需要，于是在7月以前生产的不育蝇只好用来在佛罗里达州北部和佐治亚州南部造成一条宽约200哩的屏障带，以阻止旋皮蝇在气候开始转暖时向北蔓延。（正是由于这一屏障区阻止了旋皮蝇在春季的蔓延，才使我们确认美国西南部的根治计划有可能实行。）随后当西布林工厂在7月份建成投入生产，就着手在整个佛罗里达州进行根治。其过程如下：每周放蝇6天，比率为每周每平方哩400雄蝇、400雌蝇。飞机飞行间距为12哩，航道每天移动。到第一周末，整个地区受到2哩播幅（Swathes）的覆盖。到第二周末受到1哩播幅的覆盖。放蝇地区分成若干处理区，每区指定一个飞行员。飞行员每周飞行6天，休息日互相错开，因此每天生产的刚羽化的不育蝇都能及时放出。此外，只要那里出现旋皮蝇为害，就来一次集中投放，即增加释放不育蝇的数量。旋皮蝇感染的最终纪录出现于1959年6月，放蝇在同年11月结束。

佛罗里达根治计划花费1,060万美元，但每年挽回的损失超过2,000万美元。结果西南地区的牲畜主也要求实行同类计划，旋皮蝇在西南地区造成的损失每年约达一亿美元。

我们原来对根治旋皮蝇的设想仅仅包括佛罗里达州作为一个处理单位的隔离虫口。然而屏障带的成功和开始几个月的集中投放使我们确认西南地区的计划大有成功之可能。得克萨斯州常年越冬区约为五万平方哩，和佛罗里达州处理成功地区面积大致一样。西南其他各州的越冬地区面积小得多。此外，根据佛罗里达的经验，我们可以估计到，西南地区的计划每年约需500万美元，达到根治和建立屏障区需要两三年时间。牲畜业主组成了西南地区动物健康研究基金会，在有关各州州议会能够拨出联邦政府应负担的这一计划的半数经费之前，先从牧场和农场主那里募集了三百万美元的捐款，以提供计划所需款项的一半。

西南计划从1962年开始实施。两年之后得克萨斯州和新墨西哥州的旋皮蝇得到根除。再过两年，这一害虫在整个美国西南部得到根治。外来飞蝇仍从墨西哥入侵，造成小规模侵扰，有时还繁殖几代才被消灭。但从1964年起在得克萨斯州，从1966年起在整个美国就没有继续繁殖的虫口了。

由于通货膨胀，维持美国与墨西哥之间长达1,500哩的隔离带每年投资增加到600万美元。这一计划得到墨西哥政府的密切配合。在有些地区，不育蝇的释放深入墨西哥境内达350哩。我们希望尽快达成协议，把计划扩展到墨西哥的特旺特佩克地峡 (the Isthmus of Tehuantepec)，那里大陆只有150哩宽。或者扩展到巴拿马运河，在那里建立隔离带花费最小。虽然建立了隔离区，外来蝇仍然可能再来侵扰，因此防治计划就会永无止境。然而这一事业的彻底成功是毫无疑问的了。

棉铃蛾的不育

已经证实有一种难于不育的昆虫，那就是棉铃蛾 (*Anthonomus grandis* Boheman)。幅射严重损伤它的中脑，使不育雄虫不能竞争，随即饥饿而死。因此美国的研究人员正在研究一种只损伤其生殖器官而不伤及中脑的化学不育剂。

克拉生 (Klassen) 和厄尔 (Earle) 用busulfan试验成功。他们的方法是以浓度0.1%的busulfan和人造食物混合，喂养6天。不过经过处理的雌虫还下了少数可育卵。如果busulfan液度太大会严重损伤中脑。因此用这种方法导致不育的棉铃蛾可能要把雌、雄分开，只把雄虫放出去。而区别雌雄本身又形成一个难题，因为雌雄之间没有明显的性别同种二态现象 (sexual dimorphism)，有些雌虫被误认为是雄虫。

幸而有一种不滞育 (non-diapausing) 品系可资利用。因为不能滞育即是显性，这一品系放出的部分不育雌虫的第一代的后代没有能够越冬的。克拉生等人曾进行计算，以确定是否可能放出可育不滞育棉铃蛾对野生虫口引进显性条件性致死基因。他们对各种昆虫滞育遗传学文献进行了综述，并作出了关于别的昆虫滞育多因素遗传 (polyfactorial inheritance) 的模式群体。

美国农业部农业研究局的昆虫研究科和植物保护科和南部各州的农业官员合作，在1970年秋开始用以上研究成果进行大规模野外试验。他们将首先广泛使用杀虫剂在秋季滞育前毒杀棉铃蛾，从而减少越冬虫口。到来年春季诱捕成虫进一步减少虫口。最后释放不育雄虫完全排除本地虫口。

家蝇防治探索

用不育原理防治家蝇 (*Musca domestica* L.) 的方法很多。意大利用 γ 射线不育家蝇的第一次野外试验由于隔离不够和释放蝇不育不完全而失败。

家蝇是一种除两极附近以外在全世界广为分布的昆虫，看来难于用释放不育雄蝇根除。

最重要的一个因素“隔离”就不可能。但在每年一定时期，虫口是很少的。例如在

美国的寒冷地区，每个农场只有少数家蝇可以越冬。释放不育蝇可以从数量上大大超过这些越冬蝇，但对释放密度要适当控制，否则夏季到来室内就会飞蝇密集，造成麻烦。

目前我们着重考虑的是压缩家蝇不断繁殖的虫口，还谈不上根除家蝇。尼普林提出，在断定用连续大量释放不育雄蝇以压缩春季孳生蝇是否可能之前，要我们多作些虫

死，但确能减少其活力、寿命和对环境的适应性。此外，当培养的原种在饲养器内饲养时，在自然条件下可能有害的自发突变聚集起来，但在实验室荫蔽的条件下并不表示为致死因子或有害基因。因此，在原种用于野外遗传防治试验之前，将实验室品系和野生型品系回交，并测验其后代在自然条件下的活力、竞争性和生存能力等是十分重要的。

培养一群纯合原种有多么困难可以从获得遗传标志的经验体会到。十年前我认为，要获得鉴定释放不育旋皮蝇良好的遗传标志并不难。事实上，拉昌斯等人并未经过很多曲折就生产了在实验室饲养器内生活得很好的可见突变。但是这些突变中只有十五分之一可以用来标志一个活力足以经受预备性野外筛选试验的品系。为了进行这种筛选试验，还在相同的实验室条件下培育了一般野生原种和遗传标志品系。然后这两种家蝇在特定地区同时释放。并对放置在适当距离的诱捕器内猎获的释放蝇进行观察。例如，定时把诱捕器倒光，以查明每一品系从释放点飞到诱捕器的速度。此外，诱捕一直进行到自然生活期间（*lifespan*）确定为止。要进行三年这样的工作才能获得一群不明显低劣于野生品系的遗传标志品系，不管遗传标志是自发产生的还是经由辐射或化学药剂诱发的。

易位原种的问题可能大体相同，但这一方面研究的价值在于，它证明可以向这一艰难的行程进军。

对家蝇防治的另一探索是化学不育剂的使用。第一种家蝇化学不育剂是一种抗代谢物质，它只作用于雌蝇。当发现*apholate*可以使雌雄蝇都不育时，研究便向前推进了一大步。到目前为止，所有有效不育剂都是诱变剂（*mutagens*），也就是说，它们是通过产生显性致死突变使家蝇不育的。我认为诱变剂是一群特别危险的化合物，只有当环境如上述防治棉铃蛾那样严密控制的条件下才是有益的。即令对棉铃蛾来说，也应对其代谢进行研究，以确证放出的昆虫不致造成危险。我看不出使用的化学诱变剂对防治家蝇有什么前途。总之，不需要用诱变剂来对家蝇进行不育。所需要的只是有竞争性的雄蝇。即令竞争的精子也是不必要的，因为家蝇大多数是单配性的。里曼（*Rieman*）等人指出，只要在切除睾丸时雄蝇的交配管原封不动，阉割后的雄蝇就能引起雌蝇回避交配。亚当斯（*Adams*）和纳尔逊（*Nelson*）发现，只要把交配管内的水溶性浸出物注入处女雌蝇就可以使雌蝇回避交配。

随后，这一研究所的里奥波尔得（*R. H. Reopold*）和特兰诺瓦（*A. C. Terranova*）（资料未公布）指出，家蝇的交配管分泌一种蛋白质混合物，其中不止一种物质可能引起交配回避。用胍化精氨酸（*Trtiated arginine*）处理雄蝇可使精液（不是精子）成为放射性的。因此当他们在交配时及交配间隙解剖雌蝇时，自动放射摄影指示出，放射物质在交配开始后40分钟但交配仍在进行时渗入阴道的交配囊。再过20分钟，放射物质进入雌蝇脑部，引起拒绝交配反应，于是雌蝇甩掉雄蝇。95—97%的雌蝇只交配一次。赖曼（*Reimann*）等人指出，即使是那些少数再配的雌蝇，在它们第二次交配前也经常不断产卵。由于在天然条件下多数雌蝇等不到第二次交配就会死去，所以交配抑制（*mating inhibition*）大大超过95%。

对造成交配回避反应的蛋白质的精确鉴定将会提示出防治家蝇的人工合成化合物的结构。然而，如果有一种自然物能引起雌蝇的交配回避反应，就可以有许多人工合成物质可以引起相同反应。于是，交配冷淡因子（*frigidity factor*）就可用来控制家蝇繁殖。

在农场，家蝇每晚寻找过夜的地方，白天经常在室内憩息。如果在它们憩息的地方洒上交配回避物质，处女雌蝇在发育到交配前的两天之内就会受到药物的影响。这样防蝇的效果和任何毒杀雌蝇的毒药完全相同。但这种交配回避物质很可能对不具此种反应的机体无效。因此这一研究有可能发展成为一种防治单配性害虫的新方法。尤其是自从纳尔逊等人发现家蝇处女雌蝇对其他单配性蝇种的雄蝇（比如黑伏蝇“*Phormia regina* [Meigen]”和旋皮蝇）的精液具有相同反应。因此能引起家蝇交配回避的化学药剂也可能用来防治诸如厩蝇（*Stomoxys calcitrans*(L.)）角蝇（*Haematobia irritans*(L.)）和秋家蝇（*Musca autumnalis* DeGeer）。

同样，很多蚊类也是单配性的。克雷格（Craig）和福克斯（Fuchs）描述了一种由埃及伊蚊雄蚊辅腺产生的他们称之为matron的物质。这种物质并不阻止传染黄热病雌蚊的不断交配，但它确能引起阴道阻塞，以致雌蚊只能利用第一个与其交配的雄蚊的精子。

我认为，研究出一种有别于诱变剂的能使昆虫精子失活的化学药剂，要比研制导致处女雌蚊交配回避反应的化学药剂更为重要。用各种不同方法把精子失活剂用于诱饵或撒布，对于许多单配性害虫来说，是一种极为有效的化学不育剂。尼普林公布的一些模式表明，对90%的野外虫口进行不育处理比用杀虫药剂毒杀同一比例的虫口要有效得多。

当然，我们研究工作者还要考虑到昆虫可能对交配回避剂和精子失活剂产生抗性。据费顿和泰勒（Taylor）报导，绿蝇95—97%是单配性的，但是经过10代复配选择后，单配性反应降低到70%。

其他双翅目昆虫的不育

在扩大应用雄性不育技术范围的过程中，科学家们发现双翅目很容易辐射不育。我不准备在这里引用很多参考文献。当处理双翅目成虫时，雌雄二性都可用10,000伦或少于10,000伦的 γ 辐射。蛹期处理如果为期过早会损伤体细胞，但在成虫器官大部分形成后就可经受辐射。因而我认为，对双翅目来说，主要的问题是发展用费低廉的大量饲养技术以及确定有效的放虫程序。

子一代不育

大家公认，大多数昆虫显性致死突变的主要原因是辐射或化学药剂引起染色体分裂。易于不育的昆虫每一染色体具有一个着丝点，在细胞分裂时失去的碎片造成遗传不平衡（genetic imbalance）这就是最常见的辐射引起的致死突变。

鳞翅目和半翅目具有全着丝点染色体（holokinetic chromosomes），因此当细胞分裂染色体断裂时，碎片不会丧失。这是由于在每个染色体中具有多个着丝点的复仿锤丝把断片拉向两极的结果。因此每一子细胞都具有生存所需的全部遗传物质。研究人员认为，蛾类不育所需辐射剂量之所以十倍于蝇类不育的剂量，其原因盖出于此。

当对雄蛾用大剂量辐射进行不育处理时，会伤及体细胞，因而降低交配效果并使精子失去竞争性。诺思（North）和霍尔特（Holt）最近指出，完全不育的雄蛾经常不能把

它们的精包放在适当的位置以使精子进入受精囊。此外，不育雄蛾还经常不能使精子进入精包。

当诺思和霍尔特对菜夜蛾 (*Trichoplusia ni* (Hübner)) 进行试验时，他们用低于不育的辐射剂量处理以考察子₁代可育性。他们发现以50%不育剂量处理的雄蛾的后代有90%是不育的。他们对这一效果的解释是，因为精子中许多破碎染色体和其他染色体的碎片重新结合在一起形成复易位。因此子₁代变成易位杂合子，其不育程度取决于诱发易位的数量。用一半不育剂量处理的雄蛾当然比完全不育的雄蛾的体细胞损伤要小，因而竞争能力要强。此外，其精包位置与精子渗入精包比较接近正常。

1969年，托巴 (H. H. Toba)、基萨巴 (A. N. Kishaba) 和诺思还发现子₁代不仅在实验室的饲养器内竞相交配，并在加利福尼亚州里沃赛得 (Riverside) 的野外试验饲养器内也竞相交配。

诺思和霍尔特对有关鳞翅目子₁代不育的文献进行了综述，他们指出，已经发现有十种鳞翅目昆虫具有不育遗传性。因此鳞翅目经过辐射的雄蛾的后代的不育性通常超过其亲代。

因为半翅目也有全着丝点染色体，拉昌斯等人对乳草蝽 (*Oncopeltus fasciatus* (Dallas)) 雄虫进行辐射，发现染色体断片、易位和不育效率能遗传到后三代。

诺思和霍尔特在对菜夜蛾的实验室试验中发现，子₁代不育遗传最显著，子₂代很明显，到子₃代就大大消失。子₁代有一些可育，到子₃代几乎完全恢复正常可育性。这一事实表明，这一技术只能用于压缩双翅目虫口而难于实际根除。尼普林指出，以9:1的比率一次放出80%的不育雄蛾在第二代结束时的效果比以同一比率放出100%不育雄蛾的效果要大。尼普林最近经过进一步计算，寄希望于用子₁代不育技术防治美国东部的夜菜蛾和加利福尼亚州的玉米穗虫 (*Heliothis zea* "Boddie")。他指出，子₁代不育可用来根除苹果蠹 (*Laspeyresia pomella* (L.)) 和红铃虫 (*Pectinophora gossypiella* (Saunders))，在防治初期遏制效果显著，但需伴之以释放完全不育雄虫才能最后根除。

结 论

大家知道，自从20多年前我们发现旋皮蝇可用辐射进行不育以来，利用不育原理控制昆虫群体已有长足进展。

第一种可行的技术是，通过对100%的精子诱发显性致死突变达到不育。这一技术对于防治许多昆虫有效已在实验室和小规模野外试验得到证实。它还需进一步发展，以应用于地理上隔离的群体，以及如何排除那些四邻广阔的未经处理地区的可育群体的入侵和混杂。释放的不育昆虫必须是有活力的和能竞争的。释放次数必须保持有足够数量与天然群体进行交配竞争。释放间距必须使虫口分布均匀，以保证在全部防治地区在数量上超过当地雄虫虫口。特别重要的是，要切实估计当地虫口数量，以便放出足量的不育昆虫。

我认为，将来完全有可能把昆虫繁殖生理学和群体控制的研究结合起来，用诱变剂作雄性不育剂所带来的麻烦不应妨碍对那些具有单配性雌虫的昆虫使用非诱变性精子失

活剂 (non-mutagenic sperm inactivator)。

条件性致死突变的应用是一种有发展前途的遗传防治方法。这种突变——即不能生育，已经存在于棉铃蛾和许多别种昆虫。别的昆虫对极冷极热的不适应性也正在探索。

昆虫杂合子的相互易位不育是另一崭新的、有发展前途的领域。这一研究包括在实验室培养可育品系易位纯合子，以及释放与野生群体杂交；或在实验室杂交，以便能放出杂合子。正在对家蝇、蚊类和萃萃蝇进行这方面的初步研究。

应用易位杂合子原理的一种较简便的方法是鳞翅目部分不育后代的子₁代不育。我甚为热衷于这一遗传防治技术的早日实际应用。

译自《International Atomic Energy Agency: Proceedings Series: Sterility Principles for Insecr Control or Eradication Pp 3—14》 雷普文 译 刘秀琼 校

遗传不育及其在压缩鳞翅目虫口上的应用

D. T. North, G. G. Holt (美国)

一、导 言

许多研究工作者试图仿效旋皮蝇(*Cochlio myia hoiminivorax* (Coquerel)) 雄性不育释放计划的成功，对鳞翅目进行不育试验。这些努力几乎没有证明如双翅目种群不育技术一样取得成果。只有 Proverbs 及其同事 (1969) 曾经报导释放不育螟蛾以达到控制虫口的目的，这是现今可以热情引用的资料。他们曾在加拿大 Okanagan Valleg 一个商品果园里释放不育的苹果小卷叶蛾 (*Laspeyresia Pomonella* (L.)) 雄蛾达三年以上时间。由于三年都取得良好控制效果，看来这些释放试验的结果似乎是有希望的。

鳞翅目昆虫包括农业上最危险的一些害虫。随着人们对农药应用的日益关心，对生物防治有效方法的要求，也就日益更加迫切。Proverbs (1962) 首次指出，经辐射的苹果小卷叶蛾的后代是不育的。Cogburn 及其同事 (1966) 也指出，经辐射的印度谷螟 (*Plodia interpunctella* (Hübner)) 和麦蛾 (*Sitotroga cerealella* (Olivier)) 的后代也是不育的。North (1967) 以及 North 和 Holt (1968a 和 b) 也曾指出银纹夜蛾 (*Trichoplusia ni* (Hübner)) 也有同样现象，并且发现复杂的染色体重新排列，可能是遗传不育的最初原因，他们建议采取这种不育方式以控制鳞翅目虫口。Bauer (1967) 曾经记述大菜粉蝶 (*Pieris brassicae* L.) 的遗传特征及染色体位移。从此，遗传不育便成为鳞翅目中一种公认现象。曾经发现，至少有鳞翅目 6 个种已被研究。North 和 Holt (1969) 报导，银纹夜蛾的室内虫口，仅释放一次局部不育雄蛾，其往后两代控制率达 92%。Knippling (1970)

曾研究释放局部不育雄蛾以达到压缩虫口的目的。他在许多不同释放方案中设想螟蛾群体的趋向。此项研究仍然继续探求为达到鳞翅目遗传不育的最有效方法。

二、材料和方法

供试的银纹夜蛾的群体，保存在我们的实验室中已超过70代。幼虫是以米合成饲料来饲养 (Ignoffo, 1963)。25条一龄幼虫，置于260毫升容量(直径90毫米，深50毫米)的饲养杯中，内装100毫升饲料，上端有塑料纸覆盖。这些未成熟昆虫在27.5°C、相对湿度35%和每天14小时光照条件下饲养。成虫则饲养于27°C、相对湿度65—75%以及每天14小时光照条件下。成虫饲料中还加入10%蔗糖溶液。

所用的群饲养笼 (Cege) 同North和Holt (1969) 所记述的一样。室内群体及所产幼虫，均用以前记述的方法进行处理。昆虫是用 Co^{60} γ -辐射，没有进行麻醉处理。所有辐射处理剂量强度为5490拉德/分钟。

三、鳞翅目遗传不育的基本特点

后代比其辐射的雄蛾亲代更加显示出遗传不育现象，乃是具有全动染色体的鳞翅目种类的特有征象。因此，利用这种征象从经济上防治昆虫群体，局限于鳞翅目，最低限度局限于同翅目 (Homoptera) 和半翅目 (Hemiptera) 的一些种类。在对鳞翅目种类的所有研究中，从辐射过的雄蛾所产后代，其不育程度大于其雄蛾亲本。银纹夜蛾 (North 1967, North和Holt 1968a和b)，甘蔗螟 (*Diatraea saccharalis*(F))，(Walker和Quintana 1968)，烟草夜蛾 (*Heliothis virescens*(F))，(Proshold和Bartell 1970)，棉铃虫 (*Heliothis zea*(Boddie))，(North和Holt, 未发表)，是迟缓不育 (delayed sterility) 的实例。应用半翅目昆虫和盲蝽 (*Oncopeltus fasciatus* (Dallas)) 的研究，表明不育性可通过被辐射亲本的后代而遗传 (Lachance及其同事, 1970, North, 未发表资雄蛾所产料)，但是， F_1 的不育性就不如亲本所表现的那样明显。有人怀疑，从被辐射的鳞翅目的 F_1 可能是不育，因为染色体错乱和对精液性质的有害效应，在精液的有效移动上，肯定也发生纷乱。我们已经知道 F_1 银纹夜蛾雄蛾短时间不能传递精液 (North和Holt, 未发表资料)。Proshold和Bartell (1970) 在其烟草夜蛾的研究工作中，也曾记述这种不可能性。North和Holt (1970) 曾经报导关于精液移动机制的详细报告。他们在烟草夜蛾的研究中发现，经过15千拉德辐射的一只雄蛾亲本所得的 F_1 雄蛾，只有5%是不育；但是，同这些雄蛾交配的雌蛾大约只有30%受精。现在仍然未明白，这是不是精液移动的问题，还是 F_1 雄蛾精液失效的问题，但是没有认为这是对应用遗传不育以压缩虫口的一种障碍。

烟草夜蛾通过杂交(一只经辐射的雄蛾和一只未辐射的雌蛾)所得的 F_1 后代，比正常后代有着更长的发育期，并且幼虫和蛹死亡率均增加(Proshold和Bartell, 1970)。他们也发现雄蛾比雌蛾有更高的比率。Proverbs和Newton(1962) 也在苹果小卷叶蛾观察到被辐射雄蛾所产生的后代，其性器官畸变和死亡率增加。性器官畸变显然是鳞翅目被辐射雄蛾所

产的后代常见的现象。这种现象在苹果小卷叶蛾的研究中也曾观察到(Proverbs, 1962); 柑桔小卷叶蛾 (*Paramyeloist ransitella*(walker)) (Husseiny和Madsen, 1964), 银纹夜蛾 (North和Holt, 1969) 以至于烟草夜蛾, 也都发现这种现象。目前, 对性器官畸变的原因尚未清楚。采用银纹夜蛾雌雄杂交 (F_1 至 F_5) 和表明性器官畸变的试验, 也未能充分说明上述原因。由于鳞翅目雌蛾性器官为异配性别 (heterogametic sex), 因此, 性器官畸变可能是对 X-染色体的致死诱变所造成; 因此, 所得的雌蛾后代处于劣势, 结果在性比率上, 雄蛾居优势。通过一只未辐射的雌蛾和一只经辐射的雄蛾杂交所得的雌蛾后代, 比之其与雄蛾交配, 具有更高的可育性。例如, 银纹夜蛾的雄蛾亲本经过15千拉德辐射后通过杂交检验后代, 发现 F_1 雄蛾同正常雌蛾交配, 卵孵化率为2.3%, 而 F_1 雌蛾卵孵化率为19.5% (North和Holt, 1968b)。卵孵化率对预测效果上可能有错误, 因半不育个体是不能压缩虫口的。从这种杂交所得的 F_1 雌蛾所产的卵, 只相当于正常雌蛾产卵的一半; 因此, 根据其与正常成蛾的关系, 它们有20%为可育, 有90%为不育。因此, North和Holt认为, 在评价释放不育和半不育螟蛾的价值时, 一切均应该根据每只雌蛾所产幼虫数来考虑。Proshold和Bartell (1970) 对烟草夜蛾的研究中也曾经证明这个事实, 即被辐射的雄蛾亲本所产的 F_1 雌蛾, 产卵数甚少。

四、被辐射的雌蛾是遗传不育的源泉

在仅仅释放雄蛾基础上, 曾经进行了关于应用遗传不育以压缩鳞翅目虫口的所有基本研究和理论探讨。由于饲养和处理鳞翅目需要高成本, 比较经济的办法是释放雌雄两种蛾。对于这种方法可采取两种措施: (1) 被辐射的雌蛾遗传不育剂量, 与雄蛾剂量相同; (2) 所用处理必须使雌蛾完全不育而不是雄蛾完全不育。

表 I 经辐射的银纹夜雌蛾同未经辐射的雄蛾交配所产后代遗传不育

对 P_1 所用剂量 ♀ ♀ (千拉德)	IP_1 ♀♀ × N ♂♂		IF_1 ♂♂ × N ♀♀		IF_1 ♀♀ × N ♂♂	
	卵数	孵化率	卵数	孵化率	卵数	孵化率
0 (对照)	10352	85.9	4468	96.6	2538	90.7
10	9531	38.2	3171	81.2	2914	72.8
15	7882	14.7	1480	65.7	3186	82.8
20	5108	6.6	2017	41.3	1006	83.4

注: P_1 ——亲本第一代; IP_1 ——经辐射的亲本第一代;
N——未经辐射的; IF_1 ——经辐射的杂种第一代。

为了对这些设想进行试验, 曾经应用0, 10, 15和20千拉德 γ -辐射三天龄银纹夜蛾成虫, 与未辐射的成蛾交配。从这些杂交所得的 F_1 后代, 然后又与未辐射的异性成蛾交配, 并测定其杂种可育性。当银纹夜蛾的成年雄蛾经过辐射, 其 F_1 后代常常是比其 P_1 亲代有更多不育, 而经过辐射的成年雌蛾所产的 F_1 是局部不育, 但其不育程度又不及被辐射

的雌蛾亲本(表 1)。虽然经辐射的银纹夜蛾雌蛾所产后代的不育程度不及经辐射的雄蛾所产后代,但是雄蛾后代仍然是两性的最高不育率。根据这些资料,可以看出,被辐射雌蛾的后代不育率同雄蛾的不育率相同,并不是由于应用相同的剂量。虽然银纹夜蛾用低于雄蛾的剂量(20~25千拉德)就能不育,但是,现在所知道的,受这种低剂量辐射的亲本所产的后代,完全缺乏竞争能力。这就可以明显地排除关于辐射和释放雌雄两性的可能性。

如果雌雄两性都释放,则其效果应会增高。因此,曾在室内群体笼养中进行研究,以确定(1)仅仅释放局部不育的雄蛾;(2)释放经过辐射的雌雄两性,并探讨这两者对比的价值。表 1 指出,每只雌蛾(经20千拉德辐射)所产的卵数,虽然其百分率较高,但仅占对照组卵数的一半。因此,经辐射的雌蛾所产的,实际上加入群体后代的数量,为了要对压缩虫口产生有害影响,可能还是不足够的。

表 II 释放三天龄的被辐射雄蛾和/或雌蛾与雌蛾比率为 9 : 1,
以压缩银纹夜蛾室内笼养群体

	每只♀每天 平均卵数	孵 化 率	每只♀每天 平均卵数	孵 化 率
F ₁ 幼虫群体				
对 照	43.5	89.7	39.0	100.0
15千拉德,只处理♂♂	25.2	68.6	17.0	44.4
20千拉德,只处理♂♂	39.8	77.0	30.7	78.7
对 照	45.8	72.0	31.0	100.0
15千拉德,♂♂和♀♀	38.5	34.0	13.4	49.2
20千拉德,♂♂和♀♀	30.2	49.4	14.9	48.1
F ₂ 幼虫群体				
对 照	87.7	58.8	51.6	100.0
15千拉德,只处理♂♂	31.8	26.5	8.4	16.3
对 照	64.7	55.4	35.8	100.0
20千拉德,只处理♂♂	46.8	33.0	15.5	49.3
对 照	83.4	63.7	53.1	100.0
15千拉德,♂♂和♀♀	58.5	46.3	27.1	51.0
对 照	78.0	68.9	53.7	100.0
20千拉德,♂♂和♀♀	48.7	66.2	32.2	60.0

表Ⅱ指出室内笼养群体释放比率9:1、雄蛾经过15或20千拉德辐射、雌雄蛾经过15或20千拉德辐射的试验结果。由于觉得在竞争笼中，只是卵孵化率并不能作为对供试昆虫压缩虫口能力的一种准确尺度，而每只雌蛾每天所产幼虫数，则可作为统计防治百分率的生殖潜力的指标。在释放后的第一代，仅仅释放雄蛾（经15千拉德辐射）的压缩作用，与释放雌雄两性（经15和20千拉德辐射）所得的压缩作用相等。但是，在评定F₂群体时，仅仅释放雄蛾（经15千拉德辐射）所得的减少数量，远远超过任何其他组所得的数量。

表Ⅱ 一次释放局部不育雄蛾和/或释放雌雄两性比率9:1对鳞翅目群体两代以上理论压缩作用的室内资料

世代	未处理的群体	15千拉德只处理♂♂	控制 %	20千拉德只处理♂♂	控制 %	15千拉德♂♂和♀♀	控制 %	20千拉德♂♂和♀♀	控制 %
原始	5000	5000	—	5000	—	5000	—	5000	—
1	25000	11000	55.6	19500	22.0	22000	12.0	24000	4.0
2	125000	9030	92.8	42900	65.7	57200	54.2	72000	42.4

表Ⅲ资料说明以表Ⅰ和表Ⅱ所列出的试验资料为基础的压缩虫口的预测性推算 (Projected estimate)。作为推测的基础是：雄蛾与雌蛾以9:1比率释放到5000只成蛾自然群体，而未处理的正常繁殖率对每代都是5倍 (Knippling, 1970)。这似乎是经过一次释放受15千拉德辐射的雄蛾后，群体有两代受到压缩，而且这还不是压缩鳞翅目虫口的最有效方法。但是，必须提醒，在小型室内群体笼饲中，所有雄蛾交配的机会几乎相等。在自然田间条件下，对局部不育雄蛾压缩虫口的能力，多半是显著估计过高。另一方面，在小规模群体笼饲条件下，雄蛾与雌蛾彼此最为接近这个事实，可以清楚表明正常雄蛾可能居优势，然而在交配机会不那么多的自然条件下，不育雄蛾或局部不育雄蛾则有更多的争夺。本试验是在加利福尼亚河边 (Riverside) 昆虫研究站进行田间群体笼养，表明采取一次释放受15千拉德辐射的雄蛾，两代以上有92%受到控制 (Toba, Kishaba和North, 1970)。设有两次重复的两个试验 (每个试验都是采取田间笼养) 都是有希望的，因为这些试验指明，室内群体笼养所得的资料是可靠的。

五、释放辐射的受胎雌蛾和雄蛾对室内群体的压缩作用

为了使迟缓不育以压缩鳞翅目虫口达到最大经济效果，释放雌雄两性是相当必要的。初步试验研究刚刚完成试验表明，辐射受胎的雌蛾，受15千拉德剂量辐射后是不育的。这些试验包括10对室内群体，而释放到这个群体的是经过辐射的受胎的雌蛾和辐射的雄蛾，其比率是9:1。

表Ⅳ 一次释放经辐射的(15千拉德)受胎雌蛾和雄蛾(9:1)
对银纹夜蛾室内群体的压缩作用

群 体	卵 数	重 复 次 数	孵 化 率
对 照 释放辐射的受胎♀♀和辐射的♂♂	释放后第一代		
	14638	4	88.5
对 照 从释放辐射的♂♂和受胎的♀♀所形成的群体	19477	11	9.0
	释放后第二代		
	9399	5	91.9
	30048	10	53.5

这些研究结果列于表Ⅳ中。只是5天期间自然群体没有死亡的笼养结果,才在这些资料中反映出来。释放的螟蛾,用美术颜料加以标记。只是在5天试验期内正常螟蛾没有死亡的笼养群体才加以统计,其结果比未受辐射的螟蛾还要显著(weighted)。我们觉得,室内群体的这种表现,为设计田间笼养试验提供出一种更加可靠的评价。表Ⅳ资料表明,释放受胎的雌蛾和受15千拉德辐射的雄蛾,释放后第一代在11代笼养中平均孵化率仅9%。这是与4代笼养群体的可育性(88.5%)成明显对照。

曾经用260毫升的容器(每个容器各有20只幼虫)装有Ignoffo氏培养物来饲养幼虫。结果所得的蛹是有性别的;当全部螟蛾羽化后,随机选择,笼养群体是每笼放入10对。表Ⅳ第二部分表明,F₁成蛾可育性高于经辐射而释放的成蛾可育性(53.5%)。但是,两代均显著减少,完全足以确信采取一次释放就能使两代控制率达90%以上。

不仅是释放辐射的受胎雌蛾和辐射的雄蛾对应用迟缓不育以压缩虫口有所推进,而且这种方法(须进一步提高)也证明对释放受亚不育剂量(Substerile dose)辐射的雌雄两性是相当理想的。这可能比释放不育昆虫还要有更明显的压缩作用。这种技术应当包括设置大型的群体笼养,容许成蛾交配,每晚采集卵块,然后辐射成蛾和将其释放。笼养也必须继续加以改进;这样,单独分散的小群笼养也没有必要,并且饲养成本会降低,方法会简化。这种连续的生产系统对大田大量释放计划来说是一种有效的方法。

六、应用快中子辐射蛹诱致银纹夜蛾迟缓不育

如果鳞翅目迟缓不育的基本原因是染色体的明显重新排列,那么,高LET辐射对每单位吸收的诱变能量应是最有效果,这种设想是合乎逻辑的。在这种前提下,银纹夜蛾的雄蛹(羽化前72小时)用各种剂量的快中子(0.43Mev)进行辐射并测定其第一代和第二代的不育数量。对照组也与辐射组同样的方法进行装设(ship)和处理。置于实验