

昆虫抗药性 及其治理



唐振华 编著

农业出版社

昆虫抗药性及其治理

唐振华 编著

农 业 出 版 社

(京) 新登字060号

昆虫抗药性及其治理

唐振华 编著

* * *

责任编辑 张洪光

农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850 × 1168mm32开本 16.25印张 411千字

1993年10月第1版 1993年10月北京第1次印刷

印数 1—980册 定价 19.60 元

ISBN 7-109-02513-6/Q·139

序

昆虫对农药产生抗性是长期使用农药药剂选择的必然结果。

远在1908年Melander在美国发现梨圆介壳虫对石硫合剂产生抗性，但当时未被重视。1946年在瑞士Arnas，因连续用DDT防治家蝇而产生严重的抗药性后，才引起人们注意。虽然如此，但由于当时推销新农药的登记要求不高，新产品出厂较快，农药厂商未受到经济上的威胁，因而对抗性问题并不太感兴趣。但近十年来，对农药登记的要求很严格，与此同时，害虫对拟除虫菊酯产生爆发性的抗性，厂商受到震动。如何抑制害虫抗性的发展，成为举世瞩目的问题。近十年来的努力，发展了一门新的边缘学科即抗性治理 (Resistance Management) 亦抗性管理，它涉及的范围很广，包括害虫防治策略及一些有关的基础学科，如遗传学、生物技术学、化学、生物化学、群体生物学、毒理学及生态学等。抗性治理是运用各种可能实施的有利因素来抑制抗性群体的发展，它的目的是延缓、防止或翻转已经建立的抗性状态。当然，抗性治理应与当地害虫综合治理协调进行，也就是尽可能地利用一切非化学防治方法，以减少化学药剂的用量。

唐振华同志将原有的“农业害虫抗药性”著作，扩大内容，编写成“昆虫抗药性及其治理”，增加了不少抗性治理的新内容，看清了害虫抗性研究的发展趋势，是极有远见的。

唐振华同志自大学毕业以后，曾去国外进修，一直研究害虫抗药性，已在国内外期刊上发表了60多篇论文。自1982年他的著作《农业害虫抗药性》出版以后，很受大家欢迎。基于广大读者要求，他精力充沛，挤出业余时间，参阅了大量国内外文献，满足

了时代的要求，扩大了篇幅，编写成“昆虫抗药性及其治理”一书，是难能可贵的。

龚坤元

中国科学院动物研究所

1989年9月

• • •

前 言

自《农业害虫抗药性》于1982年出版以来，受到了广大读者的欢迎，并要求再版。与此同时，有些读者，特别是从事卫生害虫工作的同志提出，希望能增补有关卫生害虫的抗药性资料。为了满足广大读者的要求，特此撰写了《昆虫抗药性及其治理》作为《农业害虫抗药性》的补充、修订，旨在论述昆虫抗药性的生理、生化机理、抗性遗传和抗性治理。因为近年来由于分子生物学和基因工程等学科的迅速发展，使昆虫抗药性的机理及其遗传学的研究已进入分子水平。又由于抗性群体遗传学与计算机模拟的发展，使抗性对策的研究逐渐形成一门新兴的分支学科——抗性治理。

全书共分十一章，每一章末都附有参考文献，以供进一步查阅。第一章为昆虫抗药性及其概况，较详细地、全面地论述了目前昆虫抗药性发展的情况，以及卫生害虫、农业害虫和我国昆虫抗药性发展的历史与现状。第二章为抗性测定及杀虫剂混用的毒力测定，主要概述了抗性测定原理、联合国粮农组织（FAO）和世界卫生组织（WHO）推荐的抗性测定方法，以及利用性诱素监测抗性的新技术等。第三章为抗性机理概述，本章对行为抗性作了较详细的论述。第四—六章分别对昆虫的代谢抗性所涉及的主要解毒酶，即多功能氧化酶、水解酶（主要是酯酶）以及谷胱甘肽转移酶和DDT-脱氯化氢酶等加以分章详论。第七、八章分别为杀虫剂的靶标部位——乙酰胆碱酯酶和神经——敏感度降低。第九章为昆虫的抗性遗传，包括抗性遗传的基本理论、遗传方式、抗性基因的定位，抗性基因的相互作用，以及抗性分子遗传学的

最新进展。第十章为抗性治理，主要论述了其产生的背景、影响抗性演化的因素及其对策，抗性治理的实例。第十一章为天敌的抗药性及其应用。总之，本书不仅详细地、系统地论述了有关抗性测定、抗性机理、抗性遗传和抗性治理的基础知识和基本理论，而且还综述了80年代有关这方面的最新研究成果和进展，并掺入了作者二十多年来的工作经验。力求内容新颖、资料丰富，使读者既能了解这一学科的全貌，又能了解其发展的方向，并能结合我国的具体情况加以应用。

由于昆虫抗药性涉及的学科众多，内容繁杂，深感颇难胜任，幸在撰写过程中得到了中国科学院动物研究所龚坤元教授、北京大学生物系张宗炳教授、南京农业大学植保系尤子平教授、华南农业大学植保系赵善欢教授和我所名誉所长杨平澜教授和刘维德教授的热情关怀和帮助。完稿后又幸有尤子平教授（第十章）、中国科学院上海生物化学研究所袁中一教授（第四—七章）、上海生理研究所陈明教授（第八章）和我所的黄品箴副研究员（第九章）为之审阅修正。更有幸的是龚坤元教授审阅了全书，并为拙作写序，以资鼓励和鞭策，谨此致谢。

参加编写本书的还有黎云根、韩启发和庄佩君同志。张利平和张福梯同志复墨部分插图和誊清书稿。在撰写过程中还得到了许多同仁的有益帮助，在此不再一一列出，谨此一并致谢。

美国加州大学河边分校的G. P. Georghiou教授、得克萨斯（农、医）大学的F. W. Plapp, Jr. 教授、英国曼彻斯特大学的R. J. Wood教授和日本名古屋大学的T. Miyata博士等提供了许多宝贵的文献资料，在此也谨表衷心感谢。

由于水平有限，时间紧迫，书中肯定会有不少谬误之处，恳请随时指教，以备再版时修正。

唐振华

1989年11月于中国科学院上海昆虫研究所生态毒理室

目 录

序

前言

第一章 昆虫抗药性及其概况

1. 大量使用杀虫剂的副作用	1
2. 昆虫抗药性的分类和交互抗性	4
2.1 昆虫抗药性的定义	4
2.2 抗药性的分类和交互抗性	5
3. 昆虫抗药性发展概况	9
3.1 抗药性发展的概况	9
3.2 卫生害虫的抗药性	13
3.3 农业害虫的抗药性	18
3.4 我国昆虫抗药性概况	41
参考文献	70

第二章 抗性测定及杀虫剂混用的毒力测定

1. 剂量—死亡率之间的关系	76
1.1 抗性测定中的量度与代表数值	76
1.2 剂量—死亡率的关系	78
2. 半数致死量和回归式的求法	81
2.1 目测法	81
2.2 最小二乘法	91
2.3 机率值分析法	93
3. 抗药性的检测及b值的意义	96

3.1 测定条件的标准化	95
3.2 敏感度基数、抗性指数及b 值的意义	99
3.3 抗性监测	102
4. 抗药性的测定方法	110
4.1 点滴法	111
4.2 培养基法	113
4.3 管测法	115
4.4 浸渍法	116
4.5 药膜法	119
4.6 喷雾法	120
4.7 性息素诱捕粘胶法	123
5. 杀虫剂混用的毒力测定	124
5.1 图解法和三角坐标法	124
5.2 联合作用的计算法	128
参考文献	136

第三章 抗性机理概述

1. 抗性的形成以及昆虫的中毒过程	136
1.1 抗性的形成	139
1.2 昆虫的中毒过程	140
1.3 杀虫剂的侵入、活化和降解之间的相互关系	142
2. 抗性机理概述	144
2.1 行为抗性	145
2.2 生理 / 生化抗性	151
2.3 生理 / 生化抗性与行为抗性的关系	157
3. 穿透作用降低与抗性的关系	158
3.1 表皮穿透作用降低	158
3.2 神经系统穿透作用降低	160
参考文献	164

第四章 多功能氧化酶及其在抗性中的作用

1. 多功能氧化酶系的组成	166
1.1 细胞色素 P_{450}	167
1.2 NADPH- P_{450} 还原酶	178
1.3 细胞色素 b_5	179
1.4 NADPH-细胞色素 b_5 还原酶	179
1.5 磷脂	179
2. MFO酶系在微粒体膜上的定位与结构	180
3. MFO酶系的作用机理	180
4. MFO酶系催化的反应类型	183
5. MFO酶系对昆虫的保护作用	187
5.1 MFO酶系底物的非专一性	187
5.2 MFO酶系在动物体内的微妙分布	187
5.3 MFO酶系的可诱导性	188
5.4 MFO酶系与昆虫生长发育的同步性	192
5.5 天然型和保护型 P_{450}	192
6. MFO酶系在昆虫抗药性中的作用	193
6.1 活体和离体试验的证据	193
6.2 亚甲基撑二氧苯基化合物(MDP)的增效机理	198
6.3 P_{450} 的光谱特性与昆虫抗药性的关系	199
6.4 MFO的多样性与交互抗性的关系	202
参考文献	203

第五章 水解酶及其在抗性中的作用

1. 水解酶的特性	208
1.1 水解酶催化的化学反应	208
2. 酯酶	209
2.1 酯酶催化的化学反应	209
2.2 酯酶的分类	210
2.3 酯酶的特性	212

3. 酯酶在抗性中的作用	217
3.1 磷酸酯酶	217
3.2 羧酸酯酶	220
3.3 桃蚜抗性中的酯酶	226
3.4 库蚊抗性中的酯酶A ₁ 和B ₁	229
参考文献	231

第六章 谷胱甘肽转移酶 (GST) 及其在抗性中的作用

1. 谷胱甘肽S- 转移酶催化的化学反应类型	235
2. 谷胱甘肽在昆虫中的分布及其与抗性的关系	239
3. 昆虫中谷胱甘肽S- 转移酶 的 特 性	240
3.1 GST的多样性	240
3.2 GST的诱导性	243
3.3 寄主植物和异体作用素对GST的诱导作用	245
4. 谷胱甘肽S- 转移酶与抗性	246
4.1 GST 在昆虫体内的分布及其与生长发育的关系	246
4.2 GST 在抗性中的作用	248
5. GST与DDT-脱氯化氢酶	254
5.1 DDT-脱氯化氢酶	254
5.2 GST与DDT- 脱氯化氢酶	256
参考文献	257

第七章 乙酰胆碱酯酶与有机磷和氨基甲酸酯抗性

1. 乙酰胆碱酯酶与神 经 传 导	261
2. 乙酰胆 碱 酯 酶 的 性 质	263
2.1 乙酰胆碱酯酶与丁酰胆碱酯酶	263
2.2 AChE在亚细胞部分的分布	266
2.3 乙酰胆碱酯酶水解乙酰胆碱的机理	268
2.4 有机磷和氨基甲酸酯对乙酰胆碱酯酶的抑制作用	272
3. 乙酰胆碱酯酶 的 动 力 学	274
3.1 K _m 和V _{max}	275

3.2 K_m 和 V_{max} 的求法	277
3.3 K_i 和 I_{50} 的意义及其求法	278
4. 乙酰胆碱酯酶敏感度降低的抗药性	283
4.1 乙酰胆碱酯酶敏感度降低的现状	283
4.2 存在变构乙酰胆碱酯酶 (altered AChE)的证据	287
4.3 正常的和变构的乙酰胆碱酯酶的性质	289
4.4 乙酰胆碱酯酶敏感度降低与抗性的关系	294
参考文献	297

第八章 神经敏感度降低

1. DDT和拟除虫菊酯的作用部位	302
1.1 昆虫中毒的症状	302
1.2 DDT和拟除虫菊酯的作用部位——神经膜	303
1.3 DDT和拟除虫菊酯对离子通道的作用	310
1.4 DDT和拟除虫菊酯对 Ca^{2+} -ATP酶的作用	317
2. 击倒抗性 (kdr) 的机理	321
2.1 神经敏感度的测定方法	322
2.2 kdr型抗性的特点	324
2.3 kdr型的抗性机理	325
2.4 外 Ca^{2+} -ATP酶的敏感度降低	332
参考文献	333

第九章 昆虫的抗性遗传

1. 抗性遗传方式的测定	336
1.1 抗性的显隐性	337
1.2 细胞质影响	338
1.3 性连锁和常染色体遗传	338
1.4 LD-p线在抗性遗传中的应用	338
1.5 应用LD-p线来确定抗性遗传方式的实例	345
1.6 在应用LD-p线测定抗性遗传方式时应注意的几个问题	347
2. 标记品系在抗性遗传中的应用	350

2.1 家蝇标记品系的应用.....	350
2.2 家蝇主要抗性因子的连锁分析.....	354
2.3 染色体Ⅱ上的代谢抗性基因图谱.....	356
3. 抗性遗传机理	363
3.1 抗性的分子遗传学基础.....	363
3.2 家蝇的抗性遗传机理.....	366
4. 代谢抗性的两个主要学说.....	371
4.1 基因复增学说.....	372
4.2 染色体重组学说.....	375
参考文献.....	378

第十章 抗性治理

1. 抗性治理的一般概念.....	383
1.1 抗性的发展与治理.....	383
1.2 敏感性资源的意义.....	384
2. 影响抗性变化的因子.....	386
2.1 遗传学因子.....	388
2.2 生物学 / 生态因子.....	396
2.3 操作因子.....	399
2.4 各类因子之间的相互作用.....	403
3. 抗性治理的策略.....	410
3.1 适度治理.....	411
3.2 饱和治理.....	415
3.3 复合作用治理.....	421
3.4 混用、轮用策略的模型验证.....	429
4. 抗性治理的几个实例.....	432
4.1 津巴布韦的抗性治理策略.....	432
4.2 埃及的抗性治理策略.....	434
4.3 澳大利亚的抗性治理策略.....	434
4.4 泰国的抗性治理策略.....	436
4.5 美国的抗性治理策略.....	437

5. 抗性治理的决策系统.....	439
参考文献	440

第十一章 天敌的抗药性及其应用

1. 杀虫剂对天敌的影响.....	447
1.1 杀虫剂对天敌的直接影响.....	448
1.2 杀虫剂对天敌的间接影响.....	465
2. 天敌的抗药性及其遗传.....	471
2.1 天敌的抗药性.....	471
2.2 影响天敌抗性发展的两个学说.....	481
2.3 天敌的抗性机理.....	486
2.4 捕食螨的抗性遗传及其遗传改良.....	487
3. 抗性天敌的应用.....	492
参考文献	501

附录 中西文对照表.....	505
----------------	-----

第一章 昆虫抗药性及其概况

1. 大量使用杀虫剂的副作用

害虫防治实际上是一个生态学问题。因为在生态体系（即错综复杂的动植物、农作物的耕种管理和周围环境构成的一个单位）中，任何一个组成部分的变动，都会直接或间接地、或轻或重地影响整个体系的稳定。有些关键因素，甚至可以“牵一发而动全身”，从而影响害虫种群的消长。在农田生态系中，害虫的化学防治可谓是“牵一发动全身”的关键因素。

自有机合成农药问世以来，化学防治确实在保证农业丰收，预防疾病等方面起了很大的作用，其中在粮食生产方面所起的作用尤为突出。70年代，有关部门曾作过统计，世界上用药量最高的日本平均每亩用原药719克，单位亩产为365公斤。用药水平中等的欧洲和美国平均每亩用药量分别为125、100克，而它们的单位亩产分别为229和173公斤。而用药水平较低的拉丁美洲、澳洲、印度、非洲平均每亩用药量分别为15、13、10和8克，它们的平均亩产分别为131、105、55和81公斤。从这些资料不难看出，有机合成农药在粮食生产中所起的作用。70年代，世界上有机合成农药年产量达200万吨左右，品种已增加到1000种以上，常用农药也有300多种之多。虽然目前世界各国大力提倡综合防治（Integred Pest Manegement，即IPM），尽可能地减少使用农药，但农药的每年增长率仍在5%以上。

近半个世纪以来的实践证明，有机合成农药对人类的造福无疑是巨大的。但在另一方面，它对人类的危害也日趋明显，随着

有机合成农药的大量应用，农药通过对空气、土壤、水域等污染环境，而给人类带来危害。据世界卫生组织（WHO）报道，伦敦上空每1吨空气中就有10微克的DDT，由于农药借助空气传播，就是远离农业中心的南北极地区，也不可避免地受DDT等农药的污染。有人作了一个比较保守的估计，在终年冰冻的格陵兰等地区，每580万平方英里的冰区每年可沉积65磅DDT。那里的爱斯基摩人，虽然从未见过DDT，但他们有些人体内亦存在有微量的DDT。农药对水域的污染也是相当严重的，有人估计全世界每年从大陆上流入海洋的DDT有3700吨，降雨中有24000吨DDT流入海洋。当然这种估计可能偏高，但其数量肯定是相当惊人的。农药通过食物链的浓缩和累积对人类威胁最大，如美国密执安湖水中DDT的含量为0.000002ppm，通过湖中水生生物的浓缩，最后通过食物链到了以该湖水生生物为食的一种海鸥体内，DDT的含量竟高达99ppm，大约浓缩了49500000倍。

大量使用杀虫剂，特别是广谱性杀虫剂，对害虫的天敌及传粉昆虫等有益生物杀伤作用很大，因而打破了自然界生物相互制约、相互依赖的相对稳定的平衡局面，引起新的害虫猖獗。

大量使用有机合成农药，除了污染环境和破坏自然平衡外，还会促使害虫产生抗药性。在西方资本主义国家因害虫抗药性所引起的后果更为严重，甚至可影响到社会经济的组织结构。例如1965—1970年在尼加拉瓜因害虫抗药性而使棉花产量每年下降15.9%，其主要原因是由于大量使用杀虫剂，爆发性害虫美洲棉铃虫（*Heliothis zea*）和*Spodoptera sunia*发生了抗药性，难于防治。另外，棉粉虱（*Bemisia tabaci*）对通常用的毒杀芬-DDT-甲基对硫磷混合剂的耐药性也日益提高。在这种情况下，只好通过简单地提高用药量和增加用药次数来对付害虫的抗药性。平均每季防治25—30次，个别地区要防治48—50次以上。1966—1967年平均每亩棉田使用液体杀虫剂6.6升，粉剂1.3公斤，成本大大增高，而棉花产量不但没有提高，反而下降。结果当地

的棉农因无法生活而被迫背井离乡。与此同时，附近的棉花加工厂也只好随之停工，工人失业，从而影响了整个社会经济的组织结构。当时，在尼加拉瓜的市场上约有现成的杀虫剂和混合剂75种，使农民不知选购哪种好。资本家为了赚钱而竟把5种杀虫剂盲目地制成复合剂出售。甚至连国外刚生产而还未批准使用的新杀虫剂也无限制地引入。结果使该国的害虫复合体（Pest complex）也出现了严重的变化。例如棉芽三纹夜蛾（*Sacadas pyradis*）在50年代实际上已消失，现在又上升了。此外，害虫再猖獗已是一种普遍现象。象甜菜夜蛾（*Spodoptera exigua*）、粉纹夜蛾（*Trichoplusia ni*）和盲蝻（*Creontiades spp.*）那样的次要害虫已上升为主要害虫。

在中美洲因棉田大量使用杀虫剂而有几千人中毒、几百人死亡；DDT和六六六在母亲奶中的残留量为全世界最高（Olszima-Marzys等1973）。在尼加拉瓜的西北太平洋平原地区，因棉田大量用药而使疟蚊 *Anopheles albimanus* 产生抗性，该地区的疟疾患者日益增多（Georghiou 1972, Georghiou等, 1973）。

另外，因害虫产生抗性而农药的费用剧增。据统计，1972年在美国因害虫抗药性而农药的费用约增加8.3亿美元。又因害虫对某种杀虫剂发生抗性后通常是换用新的杀虫剂，而对新杀虫剂的要求越来越高，故发展一种新农药的费用也在逐年提高。例如美国发展一种新农药的费用在1956年是120万美元，1969年是410万美元，1975年是1300万美元。平均每年增加100多万美元（Brown 1976）。

因此，害虫抗药性问题已引起世界各国的注意，世界卫生组织（WHO）和联合国粮农组织（FAO）相继成立了害虫抗药性专家委员会，制定害虫抗药性标准测定方法，建立测定网进行全球性调查，交流分析研究情况，商讨对策。