

昆虫疾病流行学

[美] James R.Fuxa Yoshinori Tanada

王丽英 等译

吕鸿声 审校



北京农业大学出版社

昆虫疾病流行学

James R. Fuxa
[美] 丁、| 2、 著
Yoshinori Tanada

王丽英 等译

吕鸿声 审校

北京农业大学出版社

(京)第164号

昆虫疾病流行病学

James R. Fuxa
〔美〕 Yoshinori Tanada 著

责任编辑 高欣

封面设计 郑川

王丽英 等译

吕鸿声 审校

北京农业大学出版社出版发行

(北京市海淀区圆明园西路二号)

北京农业大学印刷厂印刷

新华书店经销

850×1168毫米32开本 17.125印张 474千字

1992年6月第1版 1992年6月第1次印刷

印数: 1-2000

ISBN 7-81002-362-4/S·177

定 价: 15.00 元

内 容 简 介

《昆虫疾病流行学》是当前国际上昆虫病理学领域中最新重要专著。全书共分四部分十六章。前两部分着重介绍昆虫疾病流行学基本概念、重要定义、定量研究方法和数学模型建立；并从宿主种群、病原种群、传播途径、环境条件等方面论述引起昆虫疾病流行的关键因子。后两部分介绍昆虫疾病种类，包括研究较少的非传染性疾病及引人注目的病毒、细菌、真菌、原生动物和线虫引起的传染性疾病和应用流行病学，包括害虫微生物防治与益虫保护。

本书特点是将昆虫病理学实验室研究成果与大田防治实践经验相结合。由美、英、日、德、瑞士和捷克等16位在本学科领域内，长期从事理论和实践研究，取得显著成绩，国际上著名专家执笔，全面综述近20年来昆虫病理学主要文献，对这一新兴领域已有成就和现状作了系统总结，提出了今后的研究方向、途径和方法。适合于广大昆虫病理学家、微生物防治专家、害虫综合治理专家、昆虫生态学家、养蚕、养蜂及植物保护环境保护工作者阅读，也可作为综合大学生物系、农林院校植保系、蚕桑、养蜂等师生参考用书。

James R. Fuxa Yoshinori Tanada

Epizootiology of Insect Diseases 1987

Copyright 1987 by John Wiley & Sons, Inc.
Authorized translation from English language
edition published by John Wiley & Sons, Inc.,

译者序

昆虫疾病流行病学是研究病原、宿主和环境相互作用与昆虫疾病发生流行规律的科学。它作为昆虫病原物实际应用的基础,虽然其起源可追溯到上个世纪,但由于发展缓慢,其应用潜能远未能发挥出来。然而,昆虫病理学领域中最新重要专著《昆虫疾病流行病学》一书出版标志着以昆虫病理学为基础的害虫微生物防治和益虫疾病治疗推向新阶段。

本书是由美、英、日、德、瑞士和捷克等16位在本学科领域中,长期从事理论和实践研究已取得显著成就,国际上著名专家执笔写成。全书着重介绍昆虫疾病流行病学基本概念、重要定义、定量研究方法和数学模型建立;并从宿主种群、病原种群、传播途径、环境条件等方面探讨了引起疾病流行的关键因子及相互关系,论述了传染性和非传染性疾病流行及如何在宿主种群中增加病原物,引起流行病进行害虫微生物防治和预防控制益虫疾病。全面综述了近20年昆虫病理学文献,对这一新兴领域已有成就和现状做了系统总结,提出了今后研究方向、途径和方法。

我国昆虫病理学教学、科研工作已有一定基础。在“六五”、“七五”期间微生物防治已列为国家、部门攻关项目,取得重要进展。“八五”期间将进一步改善环境质量,发展“无公害”植保技术,微生物防治将成为替代或部分替代化学农药的重要手段。翻译出版《昆虫疾病流行病学》希望能够进一步促进我国昆虫病理学发展,提高害虫微生物防治水平和教学工作的开展。

本书翻译过程中,得到吕鸿声研究员大力支持,热情地审校

全部译稿，管致和教授给予多方面关怀和指导，美国J.R.Fuxa教授为该书在中国翻译出版的版权问题做了大量工作并承Wiley & Sons公司慨允，在此深表谢意。

由于此书涉及学科较多，译者能力有限，时间仓促，错误不足之处，请读者批评指正。

译 者

1991年11月30日

前 言

昆虫疾病流行病学早已植根于昆虫病理学的历史源头了，虽然其进步与发展曾经是缓慢的、零散的。如果说巴希 (Agostino Bassi) 在19世纪80年代初就为昆虫病理学奠定了基础的话，那么，他用自己有关白僵菌引起家蚕白僵病的传染作用、某些环境因子的复杂影响、以及该病的控制与预防等种种结论，也为昆虫疾病流行病学做出了同样贡献。如果说巴斯德 (Louis Pasteur) 给昆虫病理学带来了第一个繁荣时期和家蚕微粒子病防治的实践成就的话，那么，他也同样给昆虫疾病流行病学带来了繁荣与成就，因为他关于防止微粒子病原传播的种种建议是由流行病学的知识产生的。如果说梅契尼科夫 (Elie Metchnikoff) 是第一个进行了昆虫微生物防治试验的话，那么，他也是第一个用实验证明了病原种群密度对昆虫疾病流行的重要性。当然，昆虫疾病流行病学作为理论基础对促进研究、形成概念和获得实践成果方面还很不够。本学科的术语学带有任意性，较少注意到定义与概念的正确使用。它作为一门定量科学还有许多空白，甚至自1963年以来还没有一篇完整的综述。

本书编写有几个目的或目标。最重要的也许是把昆虫疾病流行病学形成一个定义明确的学科，并希望科学家们注意本学科标准化了的各项定义与原理。第二个目标是，至少对具有里程碑意义的文献进行综述，虽然有关昆虫流行病学所有文献的全面综述是超越本书范围的。第三个目标是，探究有关流行病学各因子之间的相互关系，并借以评估和设想研究趋势。希望这些目标能够激起思考、争论以及进行基础理论的研究。

现在正是编写昆虫疾病流行学教科书的最适时机。更综合的学科领域如昆虫病理学、昆虫学、生物防治、害虫综合治理、甚至普通生物学由于遗传工程和生物技术的发展，都正处在一个新时代的开端。在70年代后期害虫微生物防治领域滑坡的部分原因就是疏忽了疾病流行学。正当微生物防治的专家们开始认识到这个问题并予以纠正时，遗传工程的革命来临了。现在，作为昆虫病原物实际应用（诸如微生物防治）基础的流行病学研究，可能因工程微生物的出现而再次受到威胁。在此紧要时刻教科书应该强调流行病学与本学科涉及的生物技术。此外，教科书还应帮助促进实验室与田间工作的专家之间的合作，为害虫综合治理（IPM）专家和生态学家积累关键的生态学信息，以便他们开展IPM研究与实施防治方案时，更频繁地考虑到昆虫的疾病。

本教科书是打算给一定范围的读者使用的。它应对那些需要有关高级论题信息的师生，以及昆虫病理学、流行病学和微生物防治的研究工作者是有用的。它也应该有助于那些对昆虫—昆虫病原相互作用的生态学感兴趣的读者，包括昆虫生态学家、害虫综合治理专家以及从事昆虫饲养的工作人员。

本教科书分四部分。在第一部分“概念与方法学”内，作者们介绍了其他学科的普通术语学和方法学，以及定量与建模的特殊方法学。“关键因子”于第二部分讨论。综述与评价了宿主种群、病原种群、环境以及传播等主要因子。这些因子在空间和时间方面引起疾病的某些模型；生态学与流行病学上的一个重要策略就是识别这些模型，试图解释他们，并发展成各种假说。有关昆虫疾病流行学的教科书不考虑到“疾病类群”（第三部分）是困难的。昆虫疾病类群的范围包括很少研究的非传染性疾病的流行到引人注目的病毒病与真菌病，不显著而分布广的原生动物、神秘的细菌以及多种多样的生物学有趣的线虫引起的疾病。最后，昆虫流行病学还有其“实用的方面”（第四部分）。这些通

常是有意识地在宿主种群内增加疾病（防治害虫），同时对有益昆虫或养虫场所预防与控制疾病也是很重要的。

本书共16章，包括了昆虫流行病学的现状，虽然很明显不是全部有关文献都能被包含在内，要是不大大增加页数的话。即使如此，读者将会很快明白，某些论题已被研究得很多，而另一些则不是如此；并且都需要更多的工作，特别需要进一步发展昆虫疾病流行学的基本原理。

在本书编写计划初期Wayne M. Brooks提供了建议与协助，许多同行审阅了有关各章，出版者提供了阐述昆虫疾病流行学这一学科的机会，对此编者均表谢意。

James R. Fuxa

Yoshinori Tanada

目 录

第一部分 概念与方法学	(1)
一、昆虫疾病流行病学中的流行病学概念	(1)
二、生态学方法	(19)
三、模型建立	(33)
第二部分 关键因子	(57)
四、宿主种群	(57)
五、病原种群	(91)
六、传播	(122)
七、环境	(136)
八、时间、空间模型	(163)
第三部分 疾病类群	(186)
九、非传染性疾病	(186)
十、病毒病	(196)
十一、细菌和其他原核生物引起的疾病	(251)
十二、真菌病	(284)
十三、原生动物病	(335)
十四、线虫病	(365)
第四部分 应用研究	(380)
十五、应用昆虫疾病流行病学：昆虫的微生物防治	(380)
十六、昆虫疾病的预防	(401)
参考文献	(414)

第一部分 概念与方法学

一、昆虫疾病流行病学中的 流行病学概念

James R. Fuxa Yoshinori Tanada

1. 引言

昆虫疾病流行病学是一门相对较为年轻的学科。1949年Steinhaus^[1]首次提出昆虫疾病流行病学原理,从此这一学科逐步得到了发展,但一直没有专门的术语学、方法学和目标。

植物病害流行病学和医学流行病学是很完善的学科,有很多概念和技术可用于昆虫疾病流行病学。当然不是所有这些概念和方法均适用,其统一于昆虫疾病流行病学是至关重要的,有些已经进行。

本章将对应用于昆虫疾病流行学的流行病学概念进行论述、定义和分析。这是将昆虫疾病流行病学发展成为一门严密的科学以及在定义上更为统一的基础,反过来将对研究、概念和目标的关键性评估起到促进作用。

2. 动物流行病学的研究对象

动物流行病学是一门研究宿主种群中各种强度的疾病群体现象的原因与形式的科学（由Sinnecker^[2]的定义略加修改而来）。包括传染性与非传染性疾病，医学流行病学现在仍主要涉及非传染性疾病^[3]。与流行病学和植物病害流行学一样，动物流行病学的研究对象也包括理论和实践两方面。

昆虫疾病流行学主要的理论目标是解释宿主种群中的发病情况。为此，通常首先必须对病情进行描述以提供一般性知识，然后由此提出假设。对病情的解释则可深化人们对疾病与宿主动态的一般性理解。

对发病形式的描述与解释当然不仅仅是为了猎奇；其对昆虫疾病流行学有更实际的应用。昆虫学家很少满足于昆虫种群中疾病的自然发生：他们希望提高害虫中的发病水平（见15章），或降低益虫中或饲养昆虫时的发病水平（见16章）。在流行病学中，对疾病理解越透彻，预防得就越好^[4]。同样，扩大对昆虫疾病流行学的知识可更好地进行害虫的微生物防治。

作为昆虫病理学的一个分支，昆虫疾病流行学还有助于鉴别病因。这和预防自然是流行病学研究的主要目标。尽管本书没有直接谈到，但流行病学对于昆虫疾病的病因学研究有很多有用的技术。

因此很有必要谈谈本章乃至本书的两个重要方面：发病原因与动物疾病流行的定义。

3. 疾病原因

动物流行病学涉及传染性与非传染性疾病以及多种发病机

理。与流行病学在发展初期一样，昆虫疾病流行学目前仅集中研究传染性疾病。现在非传染性疾病在人类医学上占主导地位，是否将来在昆虫研究中也会如此尚有待时间来证明。

疾病是指宿主与其环境的生理平衡状态（即健康）被打破^[4,6]。维持昆虫生理平衡而处于健康状态的许多因子均可能受到非传染性（非生物的）与传染性（生物的）原因的干扰。尽管一种疾病通常有一个主要病因，例如一个传染性因子，但也可能有多种复杂的次要病因以及辅助与先决因子（多种病因），包括环境条件^[6]。在医学流行病学中，如果某一因子的出现加重了疾病的发生，那么该因子即为发病的“原因”。因此昆虫疾病流行学也应涉及与疾病有关的一切因素：病原（见5，9～14章）、宿主种群（4章）以及环境（7章）。若仅仅致力于一种致病因子如在宿主环境中接种病原物，那么在动物流行病学实践中（如微生物防治）恐怕就难以成功。

4. 动物流行病的定义

昆虫疾病流行学家若想要弄清动物流行病与地方性疾病的发病原因，必须清楚怎样才算是“流行病”。医学流行病学中的“流行”以及本书的“动物流行病”是指宿主种群中“极大量的病例”^[4,8,9]。关键是要有“极”大的数量，少数病例不能构成流行病^[8]。

问题是怎样才算是极大量呢？为此必须有过去几年中该疾病的病史（以前的经验）^[4]。病史可以提供用来进行统计或其他数学分析的数据。例如对肺炎和流感的资料建立时间序列模型，计算出期望的现患值和流行阈限（图1.1）。如果现患观测值超过了流行阈限，则感冒已构成流行^[10]。

在研究动物流行病时绘出空间-时间框图很重要。例如图1，肺

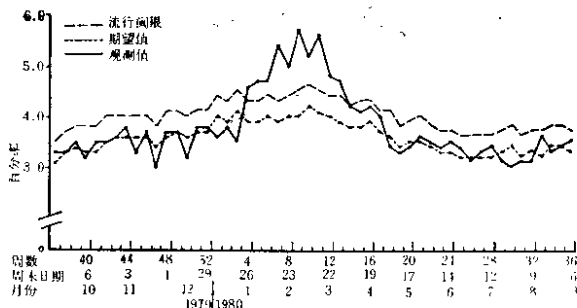


图1.1 1979~1980年间美国121个城市中，由于肺炎和感冒造成的死亡数占总死亡数百分率的观测值与期望值^[10]

炎造成的死亡占4%，流感在7月份构成流行，而在1月则不构成流行。由于处理、检测和疾病流行程度的不同，20年前的流行阈限与现在的可能不一样，美国的与其他国家的也可能不同。同样在8月初草地夜蛾 (*Spodoptera frugiperda*) 种群中50%发生核多角体病毒 (NPV) 病，在佐治亚州高粱上可构成流行^[11]，而在路易斯安那州牧场上则不然^[12]。另一方面，在路易斯安那州草地夜蛾很少发生高龟灯蛾虫霉 (*Entomophaga au-licae*)，因此在任一时间若为8%的蛾子发生该虫霉病即可算作流行病。

需要指出的是医学流行病学家对什么是“极大量”病例尚没有统一意见，因此往往避免采用“流行”这一概念^[7]。无疑昆虫疾病流行学家也会有同样的问题。但这个概念还是很重要的。

对于流行病的意义，除了要从实践的观点来考虑外，还要从生物学的观点加以考虑。较方便的方法是将一个种群中的流行性疾病与地方性疾病进行比较。

地方性疾病通常发生率低，而且在宿主种群中持续发生。地方性疾病与流行病并没有绝对的界限，两者并不是对立的。

时间对于这两者的区分是至关重要的，在这一点上植物、动物和人类流行病专家有某些共同的认识^[2,14,15]。时间对地方性疾病相对并不重要，而是流行病的重要特征。流行病发生时间不定、期限短，具有现患数与发病数呈急剧变化的特征。地方性疾病发病时间较长。时间对流行病是很重要的，所涉及的病原一般世代很短^[15]。这种一般性结论似乎也适用于昆虫病原，例如核多角体病毒病通常为流行病，而原生动植物疾病则为地方性疾病。

病原与宿主的平衡与共生是地方性疾病的特征。地方性疾病是与其宿主种群处于平衡^[5]或顶峰^[6]的状态，而共生表明疾病是一直存在着的^[15]。反过来这也说明地方性疾病在其发生地区很少扩展^[15]，虽然在其形成以前可能已有一种疾病被引入并扩展。地方性疾病的其他特征包括：毒性低^[14]、子代感染与亲代感染的比例约为1^[15]。

流行病的特征是短期不平衡、现患状况的急剧变化、子代感染与亲代感染的比例大于1^[15]。现患数的变化首先取决于由于环境及其他因子造成的病原大量繁殖（仅适用于传染性疾病！）^[12]。在流行病的开始，宿主种群必定是对病原非常易感的，病原经过一些易感宿主后毒性可能会有所增强。最后还必须病原与宿主之间有效的传播或“充分接触”^[18]。一种或多种因子能促发流行病，例如应激或者易感与抗病宿主的比率增加^[2]。再后来，随着易感宿主的比例逐渐下降，引起流行的病原的大量繁殖虽继续发挥作用，但最终将变得不重要。

以上讨论并不一定是针对特定的地方性和流行性宿主-病原系统的。随着一个或几个主要成分（宿主、病原或环境）的变化，地方性疾病可变成流行病。例如迁移可能引入了易感宿主，病原可能变为毒性更强的品系，或者环境的变化可能不利于宿主

而有利于病原。

流行曲线可由一些小的连续曲线组成，而只是一个大曲线的一部分，这个大曲线包括地方性流行并可能有大流行状态。Steinhaus^[1]将流行病分为流行前期、流行期和流行后期3个阶段。Sinnecker^[2]对这些时期进行了更深入的讨论，并冠以不同的名称。Fuxa^[12]建议以“地方性流行曲线”来表示相对较严重的季节性现患状况，因而不是“极”严重的。

“大流行”一词是指空间分布非常广的流行病^[12]，因此空间和时间对大流行是至关重要的。由于昆虫种群的地理分布具有局限性，其大流行的疾病达不到类似人类的流感那样的全球性程度。

5. 动物流行病学的基本观察

迄今为止昆虫疾病流行学家还没有对专门定义给以足够的重视。这很不利，因为流行病学的观测是由精确而有价值的定义包括实用名称发展而来的。流行病学的观测与定义不一定都适用于昆虫疾病流行学，两学科间有很多区别，尤其是在数据的收集上。因此必须弄清哪些概念可用，哪些不适用，并将昆虫疾病流行学中的定义标准化。

5.1 比率、比例和危险种群

流行病学中的比率是指特定时间的比例。对于描述和比较各个群体，这些比例的分母具有关键作用^[7,17]。分母代表“对照种群”或观察到受影响的宿主的种群。如果分母仅限于在与疾病有关的因子（以分子表示）中，那些能发生的（不论发生与否）因子的宿主数量，那么该分母则称作“危险种群”^[7]。

“比率”是指涉及时间因子的比例。这个时间因子必是特定

的，这将在后面予以讨论。在5.3和5.4节将讨论两个最重要的比率。

“比例”表示一个数如一个比率与另一个比率的关系，或者受影响的宿主与未受影响的宿主（但不是与整个种群）的关系^[18]。

本章将尽量沿用传统的流行病学定义，尽管像发病率和现患率这样的概念实际上可能只是估测值^[19]。读者若要讨论其他的比例与危险形式，可参考本章列出的流行病学基础教材；若要对“比率”和“危险”等概念作深入的理论研究，可参阅Morgenstern等^[19]。

5.2 死亡率

流行病学中有很多形式的死亡率，只要对各种条件进行限定，就可以根据需要设计死亡率。除下面提到的比率外，其他宿主特征（如性别、宗）或时间间隔均可用来限定死亡率^[16]。有一些较常见的比率适用于昆虫疾病流行学，应用这些比率时均须限定时间因子^[16]。

5.2.1 年度死亡率 指特定年份（对昆虫间隔可短一些）各种原因造成的死亡总数除以宿主种群数量（一般以年中计）。通常将该分数乘以某个数如1000，得出一定种群数量的死亡率^[7,17]。

5.2.2 原因特异性死亡率 与年度死亡率相同，但仅仅是一种致死原因造成的死亡率，即单位时间内特定原因造成的死亡宿主数除以该段时间内的宿主种群数量^[7,17]。这一比率可以有多种形式，经常应用于昆虫疾病流行学。

5.2.3 年龄特异性死亡率 指单位时间内特定年龄阶段（如昆虫的某一龄期或虫态）的死亡宿主数，除以该段时间处于该年龄阶段的总宿主数^[17]。

5.2.4 病例死亡率 常用于昆虫病理学研究，指特定疾病造