

褐飞虱不同品系杂交子代抗药性和适合度的变化

刘泽文 韩召军 张玲春

(南京农业大学 农业部病虫监测与治理重点开放实验室, 江苏 南京 210095; E-mail:jemunson@njau.edu.cn)

Changes of Methamidophos Resistance and Fitness of the Hybrid Progeny of Different Strains of *Nila parvata lugens*

LIU Ze-wen, HAN Zhao-jun, ZHANG Ling-chun

(Key Laboratory of Monitoring and Management of Plant Diseases and Insects, Ministry of Agriculture, P. R. China; Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; E-mail:jemunson@njau.edu.cn)

Abstract: A resistant strain selected successively in the laboratory for 17 generations had 198.63-fold resistance to methamidophos. The resistant levels and fitness of offsprings from the resistant strain and susceptible strain or field population were closer to those of the resistant strain than those of the susceptible strain or field population. It showed that the changes of the resistant levels of the hybrid progeny were propitious to the resistance development, and the changes of the fitness went against the resistance development by contraries. The effects of the migration on the development of methamidophos resistance in *Nila parvata lugens* were discussed in the aspects of the migration of brown planthopper, the resistant levels of offsprings and the changes of the fitness.

Key words: *Nila parvata lugens*; hybridism; resistance; fitness

摘要: 通过室内筛选得到了对甲胺磷具有极高水平抗性的抗性品系(抗性倍数198.63)。利用该抗性品系与敏感品系、田间种群杂交,杂交子代的抗性水平都明显地倾向于抗性品系,表明杂交子代的抗性水平有利于本地抗性的发展。通过建立实验种群生命表,发现与敏感品系和田间种群相比,抗性品系及其与敏感品系、田间种群杂交子代的生物适合度都有显著下降,表明抗性品系及其杂交子代种群增长具有很大的不利性,从而减少了抗性虫源数量,有利于本地敏感性的回复。从褐飞虱迁飞、杂交子代抗药性及生物适合度变化的角度,讨论了迁飞扩散对褐飞虱的甲胺磷抗性发展的影响。

关键词: 褐飞虱; 杂交; 抗药性; 适合度

中图分类号: S433.3; S435.112+.3

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2004)02-0167-04

褐飞虱 *Nila parvata lugens* Stål(brown plant-hopper, BPH)是亚洲稻区危害水稻最严重的害虫之一^[1]。长期以来国内外对褐飞虱防治主要以化学防治为主^[2]。自日本1969年发现褐飞虱对丙体六六六产生抗性^[3]以来,褐飞虱已经对许多药剂产生了抗性。我国的监测表明,自20世纪80年代以来,褐飞虱对甲胺磷的敏感性逐渐下降,1995年抗药性达到10倍以上^[4,5]。Nagata曾对日本和东南亚地区褐飞虱的抗药性水平作过比较,认为由于迁飞而使迁出地和迁入地的抗药性存在明显的趋同性^[2]。中国是褐飞虱和白背飞虱的主发生区之一,每年这两种飞虱在我国不同区域先后可以完成5~6个世代,某个稻区因施药防治可以引起抗性水平上升,但迁飞以后,抗性得到稀释,最终影响全国范围内抗药性的形成和发展,地区之间存在明显的趋同性^[6]。褐飞虱抗有机磷品系生物适合度下降,这也在一定程度上缓解了抗药性的发展^[7]。抗药性遗传是亲代抗性在子代群体中的实现程度,是褐飞

虱种群抗药性发展的最重要决定因子之一。本文从杂交子代抗药性和适合度变化的角度,对褐飞虱抗性品系的抗药性和适合度的不利性对子代抗药性和适合度的影响进行了研究与探讨。

1 材料与方法

1.1 试虫

敏感种群(SS):2000年4月由江苏省农业科学院植物保护研究所提供多年室内饲养的褐飞虱,经室内在不接触任何农药的条件下继续饲养繁育而成。

田间种群(FP):2002年7月采集于南京市江浦县杂交稻田。

抗性种群(RS):以2000年7月从南京市江浦县杂交稻田采集的褐飞虱为基础种群,用甲胺磷喷

收稿日期: 2003-02-20; 修改稿收到日期: 2003-05-16。

基金项目: 国家973重点基础研究项目(J20000162)。

第一作者简介: 刘泽文(1977—),男,在读博士研究生。

雾进行抗药性筛选(筛选剂量为 $LC_{50} \sim LC_{70}$),连续筛选17代。

正交与反交子代:(1)RS与SS。 $\text{♀}_{\text{RS}} \times \text{♂}_{\text{SS}}$ (子代为 F_1), $\text{♀}_{\text{SS}} \times \text{♂}_{\text{RS}}$ (子代为 F_1');(2)RS与FP。 $\text{♀}_{\text{RS}} \times \text{♂}_{\text{FP}}$ (子代为 T_1), $\text{♀}_{\text{FP}} \times \text{♂}_{\text{RS}}$ (子代为 T_1')。

1.2 供试药剂

98.2%甲胺磷(Bayer公司),生测实验使用;72.5%甲胺磷(苏州化工厂),抗性筛选使用。

1.3 毒力测定方法

参照Nagata^[2]的方法并加以改进。供试昆虫用CO₂麻醉15 s,然后用手动微量点滴器(Burkard Manufacturing Co. Ltd, Richmansworth England, 使用体积为0.04 μL)将药液点滴在长翅型雌成虫的前胸背板上。每个药剂均用丙酮稀释成5~6个浓度,每个浓度处理90头,重复3次,30头/重复,用丙酮作对照。处理后的试虫倾入到装有无土栽培稻苗的饲养杯中,每个饲养杯放15头;然后将饲养杯放在(25±1)℃的光照培养箱内,光周期为16 h/8 h(光照/黑暗),相对湿度为70%~80%。饲养24 h后检查结果。

1.4 抗性筛选方法

参照刘泽文等^[8]的方法进行抗药性筛选。将无土培育的秧苗放入筛选笼中,接入100~200头3龄若虫,待试虫在幼苗上适应2 h后,用手提式喷雾器对虫体和稻苗喷雾30 s。喷雾完毕后,将稻苗连飞虱放在(28±1)℃、16 h光照条件下饲养,3 d后将存活试虫移入恢复笼内继续饲养。每代用 $LC_{50} \sim LC_{70}$ 的浓度进行筛选,连续筛选17代。

1.5 实验种群生命表的构建

参照刘泽文等^[7]的方法构建褐飞虱各测试代的实验种群生命表。每个品系从大笼内随机取100只初孵若虫,一直饲养至下代若虫孵化。观察并记

录饲养过程中初孵若虫到2龄若虫的存活率、3龄到5龄若虫的存活率、若虫历期、羽化率、交配率、有效产卵量、雌虫寿命、卵历期、孵化率,并据此计算下一代初孵若虫数和种群数量趋势指数,确定抗性品系相对适合度的变化。种群数量趋势指数(I)=(N_{n+1})/ N_n ,其中 N_n 为上一代个体数, N_{n+1} 为下一代个体数。相对适合度指抗性品系和杂交子代的种群趋势指数与敏感品系或田间种群趋势指数的比值。

1.6 数据统计分析

用EXCEL和SAS 6.12软件进行数据处理,并在0.05水平上进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 甲胺磷对抗感品系和杂交子代的毒力测定

从表1可以看出, F_1 、 F_1' 的 LD_{50} 与敏感亲本SS的 LD_{50} 之比为 54.76 和 48.52, 抗性亲本 RS 的 LD_{50} 与 F_1 、 F_1' 的 LD_{50} 之比为 3.63 和 4.09, 表明抗性亲本 RS 与敏感亲本 SS 的杂交子代 F_1 和 F_1' 对甲胺磷的反应并不处在两者中间,而是偏向于抗性亲本。 T_1 、 T_1' 的 LD_{50} 与田间种群 FP 的 LD_{50} 之比为 16.87 和 16.39, 抗性亲本 RS 的 LD_{50} 与 T_1 、 T_1' 的 LD_{50} 之比为 2.42 和 2.49, 表明抗性亲本 RS 与田间种群 FP 的杂交子代 T_1 和 T_1' 对甲胺磷的反应,同样不处在两者中间,而是都偏向于抗性亲本。

2.2 杂交子代实验种群生命表及生物学特性研究

从表2可以看出,抗性品系及抗性品系与敏感品系的杂交子代 F_1 、 F_1' 的生物适合度都显著小于敏感品系,具体在生长发育和繁殖上的不利性表现为低龄若虫存活率、羽化率、交配率、有效产卵量和孵化率下降及卵历期延长,在羽化率、有效产卵量和孵化率上,杂交子代 F_1 、 F_1' 与抗性品系也存在显著差异。比较4个群体的相对适合度表明,敏感品系的

表1 杂交子代 F_1 、 F_1' 、 T_1 和 T_1' 及抗感品系、田间种群的毒力测定

Table 1. Responses of susceptible strain, resistant strain, field population and hybrid F_1 , F_1' , T_1 , T_1' progeny to methamidophos.

种群 Population	毒力回归线 LD- <i>p</i> line	LD_{50} /(μg·pest ⁻¹)	抗性倍数 Resistance ratio
敏感品系 SS	$y=14.1022+3.8413x$	0.0043	1.00
田间种群 FP	$y=10.5758+3.3192x$	0.0209	4.86
抗性品系 RS	$y=5.1768+2.5820x$	0.8541	198.63
F_1	$y=6.4859+2.3661x$	0.2355	54.76
F_1'	$y=6.9178+2.8174x$	0.2086	48.52
T_1	$y=5.8861+1.9572x$	0.3526	87.01
T_1'	$y=5.9914+2.1305x$	0.3425	79.64

SS, Susceptible strain; RS, Resistant strain; FP, Field population; F_1 , Offspring from $\text{♀}_{\text{RS}} \times \text{♂}_{\text{SS}}$; F_1' , Offspring from $\text{♀}_{\text{SS}} \times \text{♂}_{\text{RS}}$; T_1 , Offspring from $\text{♀}_{\text{RS}} \times \text{♂}_{\text{FP}}$; T_1' , Offspring from $\text{♀}_{\text{FP}} \times \text{♂}_{\text{RS}}$.

表 2 敏感品系(SS)、抗性品系(RS)及杂交子代实验种群生命表及生物学特性研究

Table 2. Life table and biological traits of F_1 , F_1' , resistant and susceptible strains of *N. lugens*.

发育阶段 Development period	敏感品系 SS	抗性品系 RS	正交子代 F_1	反交子代 F_1'
初孵若虫数量 Neonate number	100	100	100	100
初孵若虫至 2 龄若虫存活率 Survival rate from neonate to the 2nd larvae/%	93.21±0.66 a	76.03±6.92 c	82.88±5.13 bc	84.13±3.58 b
3 龄若虫至 5 龄若虫存活率 Survival rate from the 3rd to 5th larvae/%	97.46±0.57 a	85.11±3.46 b	86.72±6.06 b	85.07±5.15 b
若虫期 Larva duration/d	15.43±0.49 a	15.88±2.04 a	16.02±1.73 a	15.61±2.31 a
羽化率 Emergence rate/%	95.02±1.24 a	64.30±5.97 c	81.44±7.40 b	84.80±4.72 b
雌虫比例 Female ratio/%	47.84±2.98 a	48.39±3.51 a	48.04±3.01 a	47.92±2.27 a
交配率 Copulation rate/%	91.06±2.40 a	70.11±7.27 b	74.97±6.67 b	78.65±5.85 b
有效产卵量 No. of effective fecundity	585.10±61.27 a	267.54±33.31 c	381.57±54.52 b	410.54±41.34 b
雌成虫寿命 Female duration/d	22.13±0.67 a	16.97±2.14 b	18.82±1.69 b	19.04±3.06 ab
卵历期 Egg duration/d	8.53±0.59 a	11.91±2.17 b	11.37±2.22 b	12.02±1.50 b
孵化率 Hatchability/%	91.04±4.73 a	63.59±8.62 c	84.19±6.74 ab	75.87±5.43 b
推算下代初孵若虫数量/头 No. of next generation larvae	20030.19	3534.52	6772.21	7124.74
I(种群数量趋势指数)(Population number tendency index)	200.30	35.35	67.72	71.25
相对适合度 Relative fitness	1.0000	0.1765	0.3381	0.3557

注:同一行中的不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Note: Different letters in the same row show significant difference at 0.05 level.

 F_1 , Offspring from ♀_{RS} × ♂_{SS}; F_1' , Offspring from ♀_{SS} × ♂_{RS}.

表 3 田间种群(FP)、抗性品系(RS)及杂交子代实验种群生命表及生物学特性研究

Table 3. Life table and biological traits of T_1 , T_1' , resistant and field strains of *N. lugens*.

发育阶段 Development period	田间种群 FP	抗性品系 RS	正交子代 T_1	反交子代 T_1'
初孵若虫数量 Neonate number	100	100	100	100
初孵若虫至 2 龄若虫存活率 Survival rate from neonate to the 2nd larvae/%	92.42±2.17 a	76.03±6.92 b	79.57±5.51 b	83.60±7.32 b
3 龄若虫至 5 龄若虫存活率 Survival rate from the 3rd to 5th larvae/%	92.66±2.42 a	85.11±3.46 b	82.42±4.17 b	85.76±3.49 b
若虫期 Larva duration/d	15.08±1.94 a	15.88±2.04 a	16.03±1.92 a	15.78±1.70 a
羽化率 Emergence rate/%	90.05±2.57 a	64.30±5.97 c	81.57±5.00 b	83.68±6.27 b
雌虫比例 Female ratio/%	48.84±2.39 a	48.39±3.51 a	49.13±2.86 a	48.76±3.03 a
交配率 Copulation rate/%	88.67±2.45 a	70.11±7.27 c	78.54±5.12 bc	83.29±8.01 ab
有效产卵量 No. of effective fecundity	479.72±51.04 a	267.54±33.31 c	374.72±59.71 b	328.96±71.62 bc
雌成虫寿命 Female duration/d	21.17±1.09 a	16.97±2.14 b	18.66±1.68 b	19.13±2.02 ab
卵历期 Egg duration/d	9.65±1.26 a	11.91±2.17 b	11.06±1.60 ab	11.24±1.87 ab
孵化率 Hatchability/%	87.29±5.16 a	63.59±8.62 c	79.80±4.98 b	82.02±7.95 ab
推算下代初孵若虫数量/头 No. of next generation larvae	13984.49	3534.52	6172.54	6574.11
I(种群数量趋势指数)(Population number tendency index)	139.84	35.35	61.73	65.74
相对适合度 Relative fitness	1.0000	0.2528	0.4414	0.4701

注:同一行中的不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Note: Different letters in the same row show significant difference at 0.05 level.

 T_1 , Offspring from ♀_{RS} × ♂_{FP}; T_1' , Offspring from ♀_{FP} × ♂_{RS}.

相对适合度与 F_1 、 F_1' 的相对适合度之比分别为 2.96 和 2.81, F_1 、 F_1' 的相对适合度与抗性品系相对适合度之比分别为 1.92 和 2.02, 表明抗性亲本 RS 与敏感亲本 SS 的杂交子代 F_1 、 F_1' 的适合度下降不是处在两者中间,而是偏向于抗性亲本,即偏向种群发展的不利性。

从表 3 可以看出,抗性品系及抗性品系与田间种群的杂交子代 T_1 、 T_1' 的生物适合度都显著小于

田间种群,具体在生长发育和繁殖上的不利性表现为若虫存活率、羽化率、交配率、有效产卵量和孵化率下降及卵历期延长,在羽化率、有效产卵量和孵化率上,杂交子代 T_1 、 T_1' 与抗性品系也存在显著差异。比较 4 个群体的相对适合度表明,田间种群的相对适合度与 T_1 、 T_1' 的相对适合度之比分别为 2.27 和 2.13, T_1 、 T_1' 的相对适合度与抗性品系相对适合度之比分别为 1.75 和 1.86,表明抗性亲本

RS与田间种群FP的杂交子代T₁、T_{1'}的适合度下降并不是处在两者中间,同样偏向于抗性亲本,即偏向种群发展的不利性。

3 讨论

褐飞虱对杀虫剂抗性发展相对比较缓慢,也很少出现十分高水平的抗性,虽然日本于1984~1985年曾经报道过短暂的抗性高峰^[9]。一般认为,造成抗性发展缓慢的最重要原因是褐飞虱的迁飞扩散使抗性得到稀释,延缓了抗性的形成和发展^[6]。从迁飞稀释的角度来分析,一个地区褐飞虱的抗药性水平和发展趋势,取决于当地虫源抗性水平及数量、迁入虫源及数量和不同抗性水平虫源杂交子代的抗药性水平(即抗药性遗传)等因素。抗性品系与敏感品系及抗性品系与田间种群杂交显示,杂交子代抗性水平都明显偏向于抗性亲本,有利于子代抗性水平的发展,减小了敏感品系对抗性的稀释功能。但是,另一个方面的研究显示,抗性品系及抗性品系与敏感品系杂交子代、抗性品系与田间种群杂交子代相对于敏感品系、田间种群,在种群发展上,都表现出明显的不利性,这样可以减少抗性个体数量,从而增加敏感个体的抗性稀释功能。

假设某地区由于长期单一使用甲胺磷防治褐飞虱,而导致了极高抗水平的出现,当有相对敏感虫源迁入时,要预测这些虫源的稀释功能,有几个因素必须考虑:(1)本地虫源和迁入虫源的数量和抗性水平;(2)不同虫源的种群增长;(3)不同抗性水平虫源内部杂交后子代的抗性水平及种群增长;(4)不同抗性水平虫源之间杂交后子代的抗性水平及种群增长。如果忽略同一个虫源内部杂交可能导致的敏感性回复,假设不同虫源之间杂交和虫源内部杂交不存在偏好性,可以从虫源及其杂交子代抗药性水平和不同虫源及其杂交子代种群增长的角度,粗略预测某地区褐飞虱对甲胺磷的平均抗性水平(平均LD₅₀值)。设本地虫源数和迁入虫源数分别为Q₁和Q₂,雌雄比为r(由于本文实验结果显示不同品系或种间不存在显著差异,故都设定为r),则杂交配对为♀_{RS}♂_{RS}、♀_{RS}♂_{FP}、♀_{FP}♂_{RS}、♀_{FP}♂_{FP}的数量分别为:

$$\begin{aligned} q_1 &= [r/(1+r)] \times Q_1 \times [Q_1/(Q_1+Q_2)], \\ q_2 &= [r/(1+r)] \times Q_1 \times [Q_2/(Q_1+Q_2)], \\ q_3 &= [r/(1+r)] \times Q_2 \times [Q_1/(Q_1+Q_2)], \\ q_4 &= [r/(1+r)] \times Q_2 \times [Q_2/(Q_1+Q_2)]; \end{aligned}$$

子代平均抗性水平为:

$$LD_{50A} = (LD_{50RS} \times I_{RS} \times q_1 + LD_{50T_1} \times I_{T_1} \times q_2 + LD_{50T_1'} \times I_{T_1'} \times q_3 + LD_{50FP} \times I_{FP} \times q_4) / (I_{RS} \times q_1 \times I_{T_1} \times q_2 + I_{T_1'} \times q_3 + I_{FP} \times q_4)。$$

假设本文抗性品系RS为本地虫源,根据种群趋势指数设定Q₁为353 500头;以田间种群FP为迁入虫源,设定Q₂为1 398 400头,雌雄比r为0.486,则根据上述公式计算出子代平均抗性水平(平均LD₅₀值)为:0.0920。抗性品系LD₅₀与LD_{50A}的比值为9.28,而LD_{50A}与田间种群LD₅₀的比值为4.40,结果表明子代平均抗性水平(平均LD₅₀值)偏向于田间种群(相对敏感种群),说明生物适合度和抗性遗传的综合作用有利于敏感性的回复。由于影响褐飞虱种群数量的因素很多,而且不同因素对抗性种群和敏感种群的影响可能存在一定的差异,所以更为准确的数据模拟公式还有待进一步探讨,最主要因素还有水稻品种、田间用药、虫源迁出、天敌影响等。

参考文献:

- Wu G R (巫国瑞), Hu C (胡萃), Xu S P (许绍朴). Planthoppers (稻飞虱). Beijing: Agricultural Press (农业出版社), 1987. 30~36. (in Chinese)
- Nagata T. Insecticide resistance and chemical control of the rice planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Bull Kyushu Natl Agri Exp Station*, 1982, 22 (1): 49~164.
- Nagata T, Moriya S. Resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, to Lindane. *Jap J Appl Ent Zool*, 1974, 18: 73~80.
- Wang Y C (王荫长), Li G Q (李国清), Ding S Y (丁示银), et al. The variation of resistance levels of *Nilaparvata lugens* to conventional insecticides among years. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), 1996, 19: 1~8. (in Chinese with English abstract)
- Liu X J (刘贤进), Gu Z Y (顾正远). Monitoring and selection of insecticide resistance of the brown planthopper to methamidophos and buprofezin. *Plant Prot* (植物保护), 1996, 22 (2): 3~6. (in Chinese with English abstract)
- Wang Y C (王荫长), Li G Q (李国清), Tian X Z (田学志), et al. Regional differences of insecticide resistance in *Nilaparvata lugens* (Stål). *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), 1996, 19: 9~15. (in Chinese with English abstract)
- Liu Z W (刘泽文), Han Z J (韩召军), Wang Y C (王荫长). Cross resistance and relative biological fitness of methamidophos and malathion resistant strains of *Nilaparvata lugens* (Stål). *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), 2001, 24 (4): 37~40. (in Chinese with English abstract)
- Liu Z W (刘泽文), Han Z J (韩召军), Zhang L C (张玲春), Wang Y C (王荫长). Methods for insect raising and insecticide resistance selection with rice planthoppers. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16 (2): 167~170. (in Chinese with English abstract)
- Nagata T. International Workshop on Intercountry Forecasting System and Management for Brown Planthopper in East Asia. May 19~21, 1991, Suwon, Republic of Korea. Suwon: RDA of Korea and FAO, 1991. 167~185.