

不同药剂亚致死剂量对褐飞虱不同种群 生命表参数的影响

王海荣, 吴进才*, 杨帆, 耿静, 王飞

(扬州大学园艺与植物保护学院, 扬州)

摘要:褐飞虱是亚洲地区爆发性再猖獗型害虫。由于吡虫啉等药剂的过度使用导致抗性显著上升。实验通过室内实验种群生命表的方法, 分别在水稻品种协优 963 和申优 1 号上研究褐飞虱的吡虫啉抗性种群和敏感种群在溴氰菊酯和三唑磷亚致死剂量作用下适合度的变化。结果表明: 抗性种群和敏感种群的生命表参数因水稻品种、杀虫剂类型、杀虫剂浓度的不同而不同。抗性种群的种群增长趋势指数 I 变化范围为 13.1 ~ 484.3, 敏感种群为 5.7 ~ 428.2。通过两个种群的比较, 在 28 个处理组合中, 抗性种群有 6 个处理组合的相对适合度显著高于敏感种群, 其它处理并不明显低于敏感种群。表明抗性种群在合适的环境下有生殖优势。

关键词:水稻品种; 杀虫剂; 褐飞虱; 抗性种群; 敏感种群; 适合度

文章编号: 1000-0933(2009)09-4753-08 中图分类号: Q142, Q968, X171 文献标识码: A

Life table parameters of imidacloprid resistant and susceptible populations of *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae) under sublethal doses of insecticides

WANG Hai-Rong, WU Jin-Cai*, YANG Fan, GENG Jin, WANG Fei

Plant Protection College, Yangzhou University, Yangzhou, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 4753 ~ 4760.

Abstract: The brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, is a classical resurgence pest induced by insecticides. In recent years, its outbreaks re-occurred in China due to resistance to imidacloprid and the overuse of pesticides. The present study examined changes in the fitness of populations resistant and susceptible to imidacloprid under sublethal doses of deltamethrin and triazophos, using a life table method on two rice varieties, Xieyou 963 and Shenyou 1. The imidacloprid-resistant population was obtained from Nanjing Agricultural University, which showed 932-fold of resistance relative to a susceptible population. The susceptible population was obtained from the insect ecology laboratory of Yangzhou University, which had no contact with any pesticides over 10 years. Results from a multiple factor combination experiment showed that life table parameters of the resistant and susceptible populations varied with rice varieties, insecticide types and insecticide concentrations. The index of population trend (I) ranged from 13.1 to 484.3 in the resistant population and from 5.7 to 428.2 in the susceptible one. The relative fitness of 6 resistant populations in all 28 treatment combinations was significantly higher than that of susceptible ones, whereas other parameters of the resistant populations were not significantly different from those of the susceptible one. Thus, the resistant population appears to have reproductive advantages over the susceptible one under favorable environmental conditions.

Key Words: rice variety; insecticide; *Nilaparvata lugens*; resistance population; susceptible population; fitness

基金项目: 国家 973 资助项目 (2006CB102003)

收稿日期: 2008-05-12; 修订日期: 2009-05-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jc.wu@public.yz.js.cn

抗性种群适合度变化在许多昆虫上已被广泛研究。抗性种群和敏感种群适合度变化有许多相反的观点。如褐飞虱抗吡虫啉品系的适合度只有敏感种群的 1/5 到 1/10^[1]。抗酰胺类农药小菜蛾种群和敏感种群有着相同的发育速率,但生命表参数表明抗性种群有生殖劣势,包括交配率、孵化率和繁殖力下降^[2,3]。转 Bt 基因作物上的抗性昆虫在非 Bt 基因作物上的适合度低于敏感种群^[4]。然而,一些研究表明昆虫抗性种群的适合度并没有下降^[5-7]。另外适合度下降与地理种群有关^[8]。这些发现表明抗性种群适合度的变化是复杂的。因此,研究抗性种群和敏感种群生命表参数的关系对于探讨害虫大暴发机制和抗性治理是非常重要的。

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål (brown planthopper, BPH) 是亚洲稻区危害水稻最严重的害虫之一。它的暴发除了与水稻感虫品种大面积种植有关外还与农药的过度使用有关。已有研究报道杀虫剂诱导褐飞虱再猖獗的生理生态机制包括杀虫剂杀伤天敌^[9,10],刺激生殖^[11,12],使害虫产生抗药性^[1,13]。例如在褐飞虱对吡虫啉产生抗性前,吡虫啉被广泛用于防治褐飞虱。由于褐飞虱对吡虫啉产生了抗药性及刺激褐飞虱生殖的菊酯类及三唑磷农药的过度使用导致褐飞虱在 2005 ~ 2007 年大暴发^[13]。然而褐飞虱抗性种群和敏感种群在刺激生殖杀虫剂亚致死剂量下不同水稻品种上的种群参数变化目前还没有被研究过,所以我们通过比较褐飞虱敏感种群和抗性种群在两种水稻和两种药剂下的生命表参数来比较适合度的差异,研究影响褐飞虱抗性种群适合度变化的生态机制。目的是要阐明吡虫啉抗性种群对三唑磷、溴氰菊酯亚致死剂量处理后种群适合度的变化。

1 材料和方法

1.1 水稻品种和昆虫

选择江苏有代表性的水稻品种:协优 963 和申优 1 号。分别播种在 60cm × 100cm × 200cm 的水泥池中,水稻长至 6 叶期时移到直径为 16cm 的塑料桶内。

褐飞虱敏感种群是 1999 年从中国水稻研究所获得。每年 5 ~ 10 月份在罩有纱网的水泥池内繁殖。11 月份移至玻璃温房内保种。整个保种和繁殖期间不接触任何农药。吡虫啉抗性种群由南京农业大学提供,已经吡虫啉筛选了 20 代左右,并以此为基础种群,用吡虫啉 (LC_{50}) 喷雾继续进行抗药性筛选。试验前先进行吡虫啉、三唑磷、溴氰菊酯对两个种群的毒力测定,计算毒力回归线,计算抗性种群对吡虫啉的抗性倍数和三唑磷、溴氰菊酯的亚致死剂量。

1.2 杀虫剂

95% 吡虫啉由扬农化工有限公司提供(江苏扬州);98% 溴氰菊酯由红太阳集团有限公司提供(江苏南京);92% 三唑磷由江苏常青农药有限公司提供(江苏江都)。

1.3 生物测定

采用稻茎浸渍法^[14],药剂用丙酮溶解,加质量浓度为 0.1g/ml 10% 的乳化剂(Triton-100),稀释成一系列的浓度(三唑磷:0、10、20、40、80、160mg/kg,溴氰菊酯:0、15、30、60、150、300 mg/kg 吡虫啉:对敏感种群:0、0.015、0.02、0.03、0.05、0.1、0.15 mg/kg,对抗性种群:0、1、5、10、50、100 mg/kg。将连根拔出分蘖后期的稻株(协优 963),洗净,剪成约 10cm 长的带根稻茎,4 株 1 组。每种药剂均用自来水稀释成 5 个浓度,以自来水为对照。把带根稻茎分别在不同浓度的药液中浸 30s,每一浓度重复 3 次。取出后稍晾干,以湿棉花包住根部放入透明的玻璃杯中,20 ~ 30min 后接入健壮的 3 龄若虫,然后用细纱布封住瓶口,套上橡皮筋,以防飞虱逃逸,静置 1 ~ 2h 后剔除受伤个体并补足 30 头。把玻璃杯放入 26 ~ 28℃,相对湿度为 70% ~ 80%,16h 光照的恒温培养箱中饲养。处理 3d 后检查死虫数,根据剂量对数和死亡率用 Finney 机率值分析法求毒力回归方程,计算出 LC_{20} , LC_{30} , LC_{40} , LC_{50} 值。

1.4 生命表的构建

参照庞雄飞方法构建褐飞虱抗性种群和敏感种群的实验种群生命表^[15]。把雌成虫放进稻苗上产卵,24h 后移除,然后把稻苗放进温箱中在 (27 ± 1)℃,光照 16/8 (L:D) 条件下让其孵化。分别取 50 头初孵若虫放进盛有 10 棵稻苗(经三唑磷、溴氰菊酯两种农药的亚致死剂量浸渍 30s) 的玻璃容器内,然后放进温箱中,3d 换

1 次未处理的新鲜稻苗,每天查其死亡率,重复 3 次。其中每个处理另准备 3 个容器作为补充虫源以保证前 3 次重复中每个玻璃容器内有虫 50 头左右,所以共有 28 个组合处理(2 个水稻品种 $\times$ 2 种杀虫剂 $\times$ 3 个浓度 $\times$ 2 个种群 + 4 对照)(表 1),84 个生命表(28 组合处理 $\times$ 3 重复)。

种群数量趋势指数(I)表示如下:

$$I = (N_{n+1})/N_n$$

式中, N_n 为上一代个体数; N_{n+1} 为下一代个体数。敏感种群趋势指数为 I_S ,抗性种群趋势指数为 I_R ,则抗性种群的相对适合度为 I_R/I_S 。

表 1 水稻品种、褐飞虱种群、农药种类及使用剂量的多因素全组合实验设计

Table 1 Treatment combinations and their abbreviations of rice variety, *Nilaparvata lugens*, insecticide and insecticide concentrations

水稻品种(A) Rice variety (A)	药剂种类(B) Insecticide (B)	药剂用量(C) Insecticide concentration (C)	褐飞虱品系 <i>N. lugens</i> population	组合代码 Combination abbreviation
申优 1 号(A ₁) Shenyou 1 (A ₁)	溴氰菊酯(B ₁) Deltamethrin (B ₁)	LC ₂₀ (C ₁)	抗性种群(R)	A ₁ B ₁ C ₁ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₁ C ₁ S
		LC ₃₀ (C ₂)	抗性种群(R)	A ₁ B ₁ C ₂ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₁ C ₂ S
		LC ₄₀ (C ₃)	抗性种群(R)	A ₁ B ₁ C ₃ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₁ C ₃ S
	三唑磷(B ₂) Triazophos (B ₂)	LC ₂₀ (C ₁)	抗性种群(R)	A ₁ B ₂ C ₁ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₂ C ₁ S
		LC ₃₀ (C ₂)	抗性种群(R)	A ₁ B ₂ C ₂ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₂ C ₂ S
		LC ₄₀ (C ₃)	抗性种群(R)	A ₁ B ₂ C ₃ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₂ C ₃ S
	对照(B ₃) Control (untreated) (B ₃)		抗性种群(R)	A ₁ B ₃ R
			敏感种群(S)	A ₁ B ₃ S
协优 963(A ₂) Xieyou 963 1 (A ₂)	溴氰菊酯(B ₁) Deltamethrin (B ₁)	LC ₂₀ (C ₁)	抗性种群(R)	A ₂ B ₁ C ₁ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₁ C ₁ S
		LC ₃₀ (C ₂)	抗性种群(R)	A ₂ B ₁ C ₂ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₁ C ₂ S
		LC ₄₀ (C ₃)	抗性种群(R)	A ₂ B ₁ C ₃ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₁ C ₃ S
	三唑磷(B ₂) Triazophos (B ₂)	LC ₂₀ (C ₁)	抗性种群(R)	A ₂ B ₂ C ₁ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₂ C ₁ S
		LC ₃₀ (C ₂)	抗性种群(R)	A ₂ B ₂ C ₂ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₂ C ₂ S
		LC ₄₀ (C ₃)	抗性种群(R)	A ₂ B ₂ C ₃ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₂ C ₃ S
	对照(B ₃) Control (untreated) (B ₃)		抗性种群(R)	A ₂ B ₃ R
			敏感种群(S)	A ₂ B ₃ S

R: Resistant population, S: Susceptible population

1.5 数据分析

对抗性种群和敏感种群的生命表参数采用三因素分析(水稻品种 $\times$ 杀虫剂 $\times$ 浓度)。用 EXCEL 和 DPS 软件进行数据处理,多重比较方法均采用 Duncan 新复极差法。

2 结果

2.1 毒力回归曲线的测定

表 2 列出了各药剂的亚致死剂量,以溴氰菊酯和三唑磷各亚致死剂量作为以下实验的用药量;同时通过

测定两种群在吡虫啉药剂下的毒力回归曲线测定抗性种群的抗性倍数,结果表明:褐飞虱抗性种群已对吡虫啉产生了高抗,抗性倍数为 932。

表 2 不同药剂对褐飞虱 3 龄若虫的毒力

Table 2 Toxicity regression equations of several insecticides to third instar nymphs of *N. lugens*

药剂 Insecticide	种群 Population	毒力回归曲线 Toxicity regression equation	相关系数 Correlation coefficient	亚致死剂量 Sublethal dose (mg/kg)
溴氰菊酯 Deltamethrin	敏感	$Y = 3.251 + 0.9956 X$	0.994	$LC_{20} = 8.18$
	Susceptible			$LC_{30} = 17.16$
				$LC_{40} = 32.04$
三唑磷 Triazophos	敏感	$Y = 2.5872 + 1.5148 X$	0.991	$LC_{20} = 10.92$
	Susceptible			$LC_{30} = 17.76$
				$LC_{40} = 26.78$
吡虫啉 Imidacloprid	敏感	$Y = 7.1751 + 2.0317 X$	0.979	$LC_{20} = 0.033$
	Susceptible			$LC_{30} = 0.047$
				$LC_{40} = 0.064$
				$LC_{50} = 0.085$
吡虫啉 Imidacloprid	抗性 Resistance	$Y = 3.0022 + 1.052 X$	0.991	$LC_{50} = 79.26$

2.2 抗性种群和敏感种群在不同水稻品种、不同杀虫剂下生命表参数

通过 3 种组合方式(水稻品种,杀虫剂种类,杀虫剂浓度)分别组建了褐飞虱抗性种群和敏感种群的生命表(表 3)。结果表明,生命表参数因水稻品种,杀虫剂种类及浓度的不同而不同。水稻品种对抗性种群的种群趋势指数、孵化率、卵历期、成虫寿命、羽化率有显著的影响,但对适合度、产卵量及交配率没有显著影响(表 4)。褐飞虱取食协优 963 的种群趋势指数、孵化率、卵历期明显高于取食申优 1 号,但成虫寿命和孵化率明显低于申优 1 号;除相对适合度外杀虫剂的种类及浓度对生命表参数有显著的影响。在溴氰菊酯处理下褐飞虱抗性种群的相对适合度、种群趋势指数、孵化率、交配率、羽化率要明显高于三唑磷处理,但卵历期、成虫寿命、产卵量显著偏低。同时,生命表参数因杀虫剂的浓度而有所变化。在药剂高剂量(LC_{40})处理下褐飞虱抗性种群的相对适合度、成虫寿命、产卵量明显高于对照和低剂量(LC_{20})处理,但种群趋势指数、孵化率、交配率却正好相反。

2.3 抗性种群和敏感种群生命表参数的比较。

从表 3 可以看出,在包括对照的 28 个处理中,褐飞虱抗性种群在 4 种情况下的适合度与敏感种群相比明显升高,表明在处理组合中存在生殖优势,其种群趋势指数明显高于敏感种群。种群趋势指数在所有处理中从 484 (A_1B_3) 到 13.1 ($A_1B_2C_3$) 的变化范围。发现在溴氰菊酯和三唑磷的中间和最高剂量 (LC_{30} 、 LC_{40}) 下,抗性种群的适合度要高于其他剂量下的。在两个水稻品种上的对照组 (A_1B_3 、 A_2B_3),协优 963 上的抗性种群适合度表现出明显升高,杀虫剂刺激褐飞虱的生殖还与水稻品种有关。这些发现表明,药剂刺激生殖是一些因素或很多因素综合作用的结果。另外,一些适合度较高的抗性种群的生命表参数并不全是高于敏感种群,例如, $A_1B_1C_3$ 处理的 1~2 龄若虫存活率和雌虫寿命, $A_1B_2C_2$ 处理的雌虫寿命, $A_1B_2C_3$ 处理的 1~2 龄若虫存活率和单雌产卵量, $A_2B_1C_3$ 孵化率和雌虫寿命, $A_2B_2C_3$ 交配率和 A_1B_3 1~2 龄若虫存活率都明显低于敏感种群,但总体上表现生殖有利性。

3 讨论

许多研究证明抗性种群的适合度会下降,与敏感种群相比有生殖劣势^[2,4,13,16]。然而也有研究表明,抗性种群适合度并没有下降,也没有生殖劣势^[5-7]。本实验的结果表明在杀虫剂亚致死剂量和水稻品种的所有处理组合下褐飞虱抗性种群适合度并没有明显下降。相反,一些处理组合抗性种群的适合度明显升高并显示有生殖优势。这种相互矛盾结论的原因可能与所研究的物种、物种的生物学特性及生态因素有关。然而,相同

表 3 两个水稻品种上褐飞虱两种群在杀虫剂致死剂量下的实验种群生命表

组合代码	A1B1C1			A1B1C2			A1B1C3			A1B2C1			A1B2C2		
	R	S		R	S		R	S		R	S		R	S	
Treatment combination															
初孵若虫数量 Newly hatched nymphs	50	50		50	50		50	50		50	50		50	50	
1-2 龄存活率(%)	85.9 ± 2.1a	83.1 ± 2.8a		82.4 ± 0.7b	79.3 ± 1.1a		62.0 ± 2.0b	75.3 ± 1.1a		63.3 ± 3.1b	81.5 ± 1.4a		45.4 ± 1.0a	47.2 ± 2.3a	
Survival rate of 1-2 instar nymphs															
3-5 龄存活率(%)	64.8 ± 1.6b	94.3 ± 1.4a		72.1 ± 1.2b	93.2 ± 1.3a		87.1 ± 3.0b	75.2 ± 1.9a		98.8 ± 1.9b	92.7 ± 2.1a		98.5 ± 2.5b	90.0 ± 1.8a	
Survival rate of 3-5 instar nymphs															
若虫历期(d) Nymphs duration	11.1 ± 1.6b	10.2 ± 0.3a		11.1 ± 1.2b	9.5 ± 0.5a		10.8 ± 3.0b	9.3 ± 0.5a		10.1 ± 1.9a	10.8 ± 0.7a		103 ± 2.5a	11.5 ± 0.5a	
羽化率(%) Emergence rate of adult	77.3 ± 1.6a	76.5 ± 3.1a		83.8 ± 1.2b	58.1 ± 2.2a		72.4 ± 3.0a	74.0 ± 6.6a		75.1 ± 1.9a	77.3 ± 1.1a		73.4 ± 2.5b	57.7 ± 2.3a	
雌雄比例(%) ♀ / ♂ ratio	47.4 ± 2.2a	46.4 ± 0.9a		42.7 ± 1.1a	47.6 ± 1.0a		52.7 ± 2.7a	48.5 ± 1.4a		47.3 ± 1.3a	45.6 ± 0.8a		47.2 ± 2.7a	48.8 ± 1.0a	
交配率(%) Mating rate	83.6 ± 5.5b	65.9 ± 2.1a		40.6 ± 20.3a	51.1 ± 5.5a		79.1 ± 4.1b	32.9 ± 10.5a		73.5 ± 3.7b	56.5 ± 4.1a		54.9 ± 1.7b	42.6 ± 6.0a	
有效产卵量(粒)	1406	1526		952	1219		2629	573		1990	1162		1343	997	
Total egg numbers laid by females															
单雌产卵量(粒)	92.0 ± 8.3b	29.5 ± 21.2a		39.9 ± 29.9a	76.5 ± 26.3a		75.2 ± 27.6b	102.0 ± 2.6a		52.7 ± 24.3a	116.2 ± 1.2a		44.6 ± 19.9a	76.2 ± 17.5a	
Average egg numbers per female															
雌成虫寿命(d) female adult duration	22.0 ± 0.1b	26.8 ± 0.2a		22.0 ± 1.7b	29.5 ± 0.5a		25.5 ± 0.8b	31.1 ± 0.2a		25.1 ± 0.3b	28.5 ± 0.5a		25.3 ± 0.5b	27.0 ± 0.5a	
卵历期(d) Egg duration	6.3 ± 0.5b	14.3 ± 0.5a		6.7 ± 0.6b	12.1 ± 0.2a		10.5 ± 0.8b	13.1 ± 0.2a		12.1 ± 0.2a	13.5 ± 0.5a		12.5 ± 0.5a	9.8 ± 0.7a	
孵化率(%) Hatchability	92.7 ± 2.9b	91.7 ± 4.9a		92.3 ± 1.5b	70.1 ± 4.3a		92.1 ± 4.7b	26.7 ± 0.8a		50.5 ± 0.6b	91.5 ± 2.4a		88.3 ± 5.1a	80.1 ± 13.3a	
推算下一代初孵若虫数(头)	16068	15752		6084	5567		28576	792		11269	10123		7758	3155	
Total nymph numbers of next generation															
种群趋势指数(I) Index of population trend	223.1	261.4		86.5	89.4		393.4	11.1		164.1	162.4		100.7	41.7	
相对适合度 Relative fitness	0.89 ± 0.18a	1a		0.96 ± 0.94a	1.0a		35.1 ± 8.30b	1a		1.01 ± 0.41a	1a		2.41 ± 1.03b	1a	
组合代码	A1B2C3			A2B1C1			A2B1C2			A2B2C3			A2B2C1		
Treatment combination	R	S		R	S		R	S		R	S		R	S	
初孵若虫数量 Newly hatched nymphs	50	50		50	50		50	50		50	50		50	50	
1-2 龄存活率(%)	24.6 ± 3.1b	39.7 ± 2.0a		82.7 ± 1.0a	81.4 ± 5.6a		74.6 ± 3.0a	68.9 ± 4.5a		60.0 ± 9.1a	60.5 ± 3.1a		82.0 ± 2.0a	78.6 ± 1.1a	
Survival rate of 1-2 instar nymphs															
3-5 龄存活率(%)	94.8 ± 4.5b	84.9 ± 0.7a		80.0 ± 5.3b	90.2 ± 0.8a		67.0 ± 7.5b	87.2 ± 0.7a		89.8 ± 1.4b	86.4 ± 0.9a		91.8 ± 3.9b	78.8 ± 1.8a	
Survival rate of 3-5 instar nymphs															
若虫历期(d) Nymphs duration	11.1 ± 4.5a	11.8 ± 0.8a		17.3 ± 0.5b	12.6 ± 0.5a		17.1 ± 0.2b	12.6 ± 0.5a		16.1 ± 0.2b	12.6 ± 1.1a		15.3 ± 0.5b	12.3 ± 0.5a	
羽化率(%) Emergence rate of adult	54.5 ± 4.5a	56.0 ± 1.6a		68.1 ± 7.7a	75.8 ± 15.7a		69.3 ± 3.1a	64.5 ± 2.0a		77.3 ± 3.0b	59.6 ± 6.0a		76.8 ± 6.7a	64.6 ± 5.7a	
雌雄比例(%) ♀ / ♂ ratio	46.1 ± 4.5a	47.6 ± 2.2a		48.5 ± 1.3a	49.6 ± 0.6a		48.0 ± 0.7a	47.2 ± 1.1a		49.1 ± 0.7a	49.1 ± 1.5a		49.4 ± 1.0a	48.8 ± 1.0a	
交配率(%) Mating rate	45.7 ± 3.7b	22.4 ± 4.2a		79.5 ± 2.4a	78.2 ± 3.9a		68.1 ± 3.0a	70.2 ± 14.2a		69.9 ± 7.6a	54.8 ± 10.3a		73.5 ± 6.0a	74.7 ± 6.5a	
有效产卵量(粒)	536	388		1338	2128		1324	1153		2000	822		1603	1236	
Total egg numbers laid by females															

续表

组合代码 Treatment combination	A1B2C3		A2B1C1		A2B1C2		A2B2C3		A2B2C1	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
单雌产卵量(粒) Average egg numbers per female	133.5 ± 4.2b	167.3 ± 7.5a	102.8 ± 5.5a	49.8 ± 65.7a	117.1 ± 9.2a	112.2 ± 5.6a	149.4 ± 9.2b	108.2 ± 9.2a	115.0 ± 7.2a	103.9 ± 20.3a
雌成虫寿命(d) female adult duration	29.6 ± 0.5b	26.3 ± 0.5a	18.6 ± 0.8b	23.5 ± 0.5a	17.0 ± 1.0b	23.6 ± 0.2a	16.8 ± 0.7b	23.7 ± 0.2a	18.0 ± 1.0b	21.8 ± 1.0a
卵历期(d) Egg duration	9.0 ± 1.0a	10.3 ± 0.5a	6.8 ± 0.2b	10.1 ± 0.2a	7.1 ± 0.3b	10.5 ± 0.5a	8.3 ± 0.5b	11.1 ± 0.2a	12.3 ± 0.5a	13.0 ± 1.0a
孵化率(%) Hatchability	86.2 ± 1.6b	69.8 ± 1.7a	88.5 ± 2.9a	94.1 ± 3.3a	90.2 ± 3.4a	90.1 ± 1.9a	90.3 ± 1.0b	81.1 ± 2.2a	91.6 ± 1.3a	87.6 ± 6.1a
推算下代初孵若虫数(头) Total nymph numbers of next generation	965	414	13899	26995	10307	9432	18701	4080	19569	11448
种群趋势指数(1) Index of population trend	13.1	5.7	210.4	428.2	137.6	138.7	254.5	58.3	314.7	166.5
相对适合度 Relative fitness	2.27 ± 0.69b	1a	0.49 ± 0.33a	1a	0.99 ± 0.35a	1a	4.36 ± 2.97b	1a	1.89 ± 1.28a	1a
组合代码	A2B2C2		A2B2C3		A1B3		A2B3			
Treatment combination	R		R		R		R		S	
	R	S	R	S	R	S	R	S	R	S
初孵若虫数量 Newly hatched nymphs	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50
1-2 龄存活率(%) Survival rate of 1-2 instar nymphs	72.6 ± 2.3b	61.3 ± 3.0a	59.0 ± 2.7b	40.0 ± 2.0a	88.0 ± 5.2a	93.9 ± 2.0a	85.7 ± 3.6a	91.2 ± 2.2a		
3-5 龄存活率(%) Survival rate of 3-5 instar nymphs	78.8 ± 2.0a	78.3 ± 3.0a	85.3 ± 4.7b	76.7 ± 1.9a	84.1 ± 1.4b	97.1 ± 1.1a	90.4 ± 21.3a	90.4 ± 3.1a		
若虫历期(d) Nymphs duration	15.5 ± 0.5b	12.3 ± 0.5a	17.3 ± 0.5b	13.3 ± 1.1a	15.5 ± 1.4b	10.8 ± 0.7a	17.3 ± 0.3b	14.0 ± 1.0a		
羽化率(%) Emergence rate of adult	64.6 ± 8.3a	57.3 ± 4.5a	55.3 ± 4.1a	50.3 ± 0.6a	84.6 ± 1.4a	86.6 ± 4.1a	78.5 ± 7.0a	78.0 ± 2.0a		
雌雄比例(%) ♀ / ♂ ratio	50.6 ± 1.7a	48.2 ± 1.6a	49.3 ± 1.0a	47.7 ± 0.1a	48.0 ± 0.7a	48.4 ± 0.6a	52.0 ± 1.8a	48.7 ± 1.3a		
交配率(%) Mating rate	63.2 ± 4.7a	70.4 ± 3.4a	51.1 ± 4.3b	65.4 ± 6.5a	90.1 ± 0.2b	72.9 ± 3.1a	78.6 ± 1.1a	80.6 ± 6.1a		
有效产卵量(粒) Total egg numbers laid by females	1914	1502	1142	589	1961	1836	1971	1371		
单雌产卵量(粒) Average egg numbers per female	83.5 ± 43.1a	58.0 ± 36.0a	163.2 ± 0.8b	84.6 ± 6.0a	106.9 ± 6.0a	120.2 ± 9.0a	121.9 ± 16.1b	89.3 ± 1.2a		
雌成虫寿命(d) female adult duration	17.6 ± 0.5b	23.5 ± 0.5a	17.3 ± 0.5b	22.1 ± 0.7a	24.0 ± 2.6a	27.5 ± 0.5a	18.3 ± 0.5b	20.5 ± 0.5a		
卵历期(d) Egg duration	13.8 ± 0.2b	9.5 ± 0.5a	12.1 ± 0.2a	12.5 ± 0.5a	9.8 ± 0.3a	9.5 ± 0.5a	9.0 ± 0.1a	9.1 ± 0.2a		
孵化率(%) Hatchability	83.4 ± 2.4a	74.7 ± 0.7b	84.9 ± 2.5a	77.3 ± 12.6a	91.1 ± 1.3a	85.9 ± 5.0a	94.4 ± 2.1a	94.4 ± 2.2a		
推算下代初孵若虫数(头) Total nymph numbers of next generation	13865	7994	5095	1725	30527	24034	25992	19404		
种群趋势指数(1) Index of population trend	195.1	106.1	68.2	21.8	484.3	442.5	395.2	331.1		
相对适合度 Relative fitness	1.84 ± 0.51a	1a	3.12 ± 0.66b	1a	1.09 ± 0.06b	1a	1.19 ± 0.31a	1a		

* 表中数值是平均数 ± 标准差; 不同小写字母表示运用两因素分析法比较相邻两列 R 与 S 在 5% 条件下差异的显著性 Means ± SD followed by different letters between resistant and susceptible populations (R and S) are significantly different at the 5 % level

表 4 表 3 生命表参数的方差分析

Table 4 Analysis of variance for life table parameters from table 3

种群 Population	变异来源 Source of variance	相对适合度 Relative fitness		种群趋势指数 Population trend index		孵化率 Hatchability		卵历期 Bgg duration(d)	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
抗性 Resistance	Cv	3.26	0.08	5.52	0.025	29.87	0.00001	10.75	0.0025
	Inset	3.50	0.07	6.07	0.019	100.79	0.00001	222.22	0.00001
	Conc	4.96	0.006	20.36	0.0001	42.44	0.0001	31.61	0.0001
	Cv × Inset.	3.61	0.066	6.41	0.016	49.36	0.0001	12.80	0.0011
	Cv × Conc	3.31	0.032	1.06	0.37	42.62	0.0001	11.94	0.0002
	Inset × Conc	4.30	0.011	14.93	0.00001	30.12	0.0001	41.83	0.00001
	Cv × Inset × Conc	3.50	0.026	1.42	0.25	57.03	0.0001	27.25	0.00001
敏感 Susceptible	Cv			0.77	0.38	49.59	0.0001	6.88	0.013
	Inset			7.30	0.01	4.42	0.043	22.88	0.0004
	Conc			51.48	0.00001	62.0	0.0001	52.27	0.00001
	Cv × Inset.			1.68	0.20	36.47	0.0001	22.88	0.0004
	Cv × Conc			4.62	0.008	17.48	0.001	4.84	0.006
	Inset × Conc			4.08	0.014	11.30	0.0003	6.11	0.002
	Cv × Inset × Conc			1.40	0.25	10.58	0.0005	5.99	0.002
种群 Population	变异来源 Variance source	成虫寿命 Adult duration		产卵量(单雌) Number of egg laid		交配率(%) Mating rate		孵化率(%) Hatchability	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
抗性 Resistance	Cv	406.18	0.00001	0.29	0.59	0.11	0.74	10.86	0.002
	Inset	16.44	0.0003	7.48	0.01	15.97	0.0003	21.18	0.00006
	Conc	5.14	0.005	15.67	0.0001	50.78	0.00001	27.66	0.0001
	Cv × Inset.	13.63	0.0008	2.61	0.11	0.0007	0.97	1.17	0.28
	Cv × Conc	12.32	0.00002	1.30	0.28	11.28	0.0003	4.06	0.01
	Inset × Conc	2.26	0.10	5.76	0.002	13.62	0.0001	15.34	0.0001
	Cv × Inset × Conc	1.65	0.19	5.96	0.002	3.62	0.02	1.57	0.21
敏感 Susceptible	Cv	1325.35	0.00001	17.35	0.0002	101.46	0.00001	11.13	0.002
	Inset	54.44	0.0001	0.30	0.58	1.77	0.19	11.34	0.001
	Conc	33.42	0.0001	11.81	0.00002	52.69	0.00001	54.60	0.00001
	Cv × Inset.	3.27	0.079	2.18	0.14	5.23	0.02	1.24	0.27
	Cv × Conc	11.30	0.0003	2.66	0.06	7.40	0.0006	3.18	0.03
	Inset × Conc	24.36	0.00001	3.64	0.022	0.66	0.57	2.54	0.07
	Cv × Inset × Conc	22.58	0.00001	4.94	0.006	1.29	0.29	1.47	0.23

Cv:水稻品种 Cultivar; Inset: 杀虫剂 Insecticide; Conc: 浓度 Concentration

物种抗性种群适合度的变化也出现相反的结论,如刘泽文等研究发现褐飞虱抗吡虫啉品系的适合度显著下降,仅有敏感种群的1/5~1/10^[1],而本研究结果正好相反。因此认为抗性种群适合度的变化是复杂的,与生态因子有关。抗性种群适合度代价可能取决于环境因素,正常的实验条件下并不一定会发生适合度代价^[17]。许多关于室内抗性种群适合度代价研究的环境是很单一的条件,并且缺乏具有重复数据的生命表,以至于数据不能统计分析。另外,从生物进化角度讲,抗性的产生是生物进化的结果,因此抗性种群对于环境有较强的适应性,理应具有生殖优势。另外实验种群和田间种群的选择压差异较大,也许会产生具有不同特性抗性基因^[18]。

已有研究表明三唑磷和溴氰菊酯亚致死剂量能刺激褐飞虱生殖^[14,19]。本实验研究表明抗性种群的种群增长指数随着杀虫剂处理显著增加,在水稻品种间,杀虫剂和各个浓度的交互作用有显著差异(表4),说明褐飞虱抗性种群在适宜的环境条件下具有发生再猖獗的潜能。褐飞虱是一种暴发性害虫,在中国的一些地区已对吡虫啉产生抗性,本研究结果表明抗性的产生也可能是引起褐飞虱再猖獗的一个原因。在水稻害虫治理中,一般使用多种杀虫剂控制在整个水稻生长过程中的害虫。因此,研究褐飞虱抗吡虫啉种群在其它杀虫剂胁迫下种群参数的变化对害虫治理有非常重要的意义。

References:

- [1] Liu Z W, Han Z J. Fitness costs of laboratory-selected imidacloprid resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Pest Manag Sci*, 2006, 62: 279–282.
- [2] Cao G C, Han Z J. Tebufenozide resistance selected in *Plutella xylostella* and its cross-resistance and fitness cost. *Pest Manag Sci*, 2006, 62: 746–751.
- [3] Yang F S, Wu Q J, Xu B Y, Cao L B, Zhu G R, Zhang Y J. Resistance selection of *Plutella xylostella* by Cry1Ac toxin and Bt formulation and biological fitness of the resistant populations. *Acta Entomol Sini*, 2006, 49: 64–69.
- [4] Carriere Y, Eilers-Kirk C, Biggs R, Degain B, Holley D, Yafuso C, Evans P, Dennehy T J, Tabashnik B E. Effects of cotton cultivar on fitness costs associated with resistance of pink bollworm (Lepidoptera:Gelechiidae) to Bt cotton. *J Econ Entomol*, 2005, 98: 947–954.
- [5] Oliveira E E, Guedes R N C, Correa A S, Damasceno B L, Santos C T. Pyrethroid resistance vs susceptibility in *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera:Curculionidae): is there a winner? *Neotropical Entomol*, 2005, 34: 981–990.
- [6] Parimi S, Meinke L J, French B W, Chandler L D, Siegfried B D. Stability and persistence of aldrin and methyl-parathion resistance in western corn rootworm populations (Coleoptera:Chrysomelidae) *Crop Prot*, 2006, 25: 269–274.
- [7] Mu W, Wu K M, Zhang W J, Guo Y Y. Cross-resistance and relative fitness of lambda-cyhalothrin resistant near-isogenic lines in *Spodoptera exigua* (Hubner). *Sci Agri Sini*, 2005, 38: 2007–2013.
- [8] Oliveira E E, Eugenio E, Guedes R N C, Totola M R, De Marco P Jr. Competition between insecticide-susceptible and resistant populations of the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. *Chemosphere*, 2007, 69: 17–24.
- [9] Fabellar L T, Heinrichs E A. Relative toxicity of insecticides to rice planthoppers and leafhoppers and their predators. *Crop Prot*, 1986, 5: 254–258.
- [10] Gao C X, Gu X H, Bei Y W, Wang R M. Approach of causes on brown planthopper resurgence. *Acta Ecologica Sinica*, 1988, 8: 155–163.
- [11] Gu X H, Bei Y W, Wang R M. Effects of sublethal dosages of several insecticides on fecundity of the brown planthopper. *Entomol. Knowl*, 1984, 21: 276–279.
- [12] Wang Y C, Fang J Q, Tian X Z, Gao B Z, Fan Y R. Studies on the resurgent question of planthoppers induced by deltamethrin and methamidophos. *Entomol Knowl*, 1994, 31: 257–262.
- [13] Gao X W, Peng L N, and Liang D Y. Factors causing the outbreak of brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* Stål in China in 2005. *Plant Prot*, 2006, 32: 23–24.
- [14] Zhuang Y L, Shen J L, Chen Z. The influence of triazophos on the productivity of the different wing-form brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *J Nanjing Agri Univ*, 1999, 22(3): 21–24.
- [15] Pang X F, Hou R H, Bao H L. Method to construct the natural life table of *Nilaparvata lugens* (Stål). *J. Huanan Agri Uni*, 1992, 13: 1–5.
- [16] Ren X X, Han Z J, and Wang Y C. Biological fitness of monocrotophos resistant and susceptible strains of *Helicoverpa armigera* (Hubner). *J Nanjing Agri Univ*, 2001, 24: 41–44.
- [17] Carriere Y, Eilers-Kirk C, Patin A L, Sims M A, Meyer S, Liu Y B, Dennehy T J, Tabashnik B E. Overwintering cost associated with resistance to transgenic cotton in the pink bollworm (Lepidoptera:Gelechiidae). *J Econ Entomol*, 2001, 94: 935–941.
- [18] Sayyed A H, Raymond B, Ibiza-palacios M S, Escriche B, Wright D J. Genetic and biochemical characterization of field-evolved resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ac in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Appl Environ Microbiol*, 2004, 70: 7010–7017.
- [19] Yin J L, Xu H W, Wu J C, Hu J H, Yang G Q. Cultivar and insecticide applications affect the physiological development of the brown planthopper, *Nilaparvatalugens* (Stål) (Hemiptera:Delphacidae). *Environ. Entomol.*, 2007, 36(6): 206–212.

参考文献:

- [3] 杨峰山,吴青君,徐宝云,曹丽波,朱国仁,张友军.小菜蛾对 Bt 毒素 Cry1Ac 和 Bt 制剂抗性的选育及其抗性种群的生物学适应性. *昆虫学报*, 2006, 49(1): 64–69.
- [7] 慕卫,吴孔明,张文吉,郭予元.抗高效氯氟氰菊酯甜菜夜蛾近等基因系的交互抗性和种群适合度. *中国农业科学*, 2005, 38(10): 2007–2013.
- [10] 高春先,顾秀慧,贝亚维.褐飞虱再猖獗原因的探讨. *生态学报*, 1988, 8: 155–163.
- [11] 顾秀慧,贝亚维,郭义扬.几种杀虫剂亚致死中量对褐稻虱生育力影响的初报. *昆虫知识*, 1984, 21: 276–279.
- [13] 高希武,彭丽年,梁帝允.对 2005 年水稻褐飞虱大发生的思考. *植物保护*, 2006, 32(2): 23–24.
- [14] 庄永林,沈晋良,陈峥.三唑磷对不同翅型稻褐飞虱繁殖力的影响. *南京农业大学学报*, 1999, 22(3): 21–24.
- [15] 庞雄飞,侯仁环,包毕理.稻褐虱自然种群生命表的组建方法. *华南农业大学学报*, 1992, 13(1): 1–5.
- [16] 任晓霞,韩召军,王荫长.棉铃虫对久效磷抗性和敏感性品系的生物适合度. *南京农业大学学报*, 2001, 24(2): 41–44.