



农药诱导害虫再猖獗机制

吴进才*

(扬州大学园艺与植物保护学院 扬州 225009)

摘要 害虫再猖獗是农林害虫防治中出现的普遍现象,包括生态再猖獗和生理再猖獗。前者的机制主要是药剂削弱了自然控制作用,后者主要是药剂引起害虫的毒物兴奋效应及补偿作用(刺激产卵)。作者团队最新研究证明,药剂刺激产卵是由于药剂激活了脂肪体 RNA 转录水平,使卵黄蛋白基因表达量显著上调;两性交配昆虫药剂同样刺激雄性生殖并能通过交配传导给雌虫,导致刺激雌虫生殖,因此药剂刺激雄虫是害虫再猖獗发生的一条重要途径;田间害虫再猖獗是多种因子综合作用的结果。

关键词 害虫再猖獗,生态机制,生理机制

Mechanisms on pesticide-induced resurgence of pests

WU Jin-Cai*

(School of Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract Pest resurgence is a common outcome of pest control. This phenomenon includes both ecological and physiological resurgence. Ecological resurgence is attributed to pesticides weakening natural control systems whereas physiological resurgence refers to pesticide-induced stimulation of pest reproduction or hormesis. Recent investigations show that physiological resurgence is due to the activation of the RNA transcript level in fat bodies, which results in a significant up-regulation of vitellin expression. In addition, pesticides can not only stimulate reproduction in males, but can also be transferred to females via mating. Therefore, pesticide-induced stimulation of males is an important mechanism of pest resurgence. However, the resurgence of pests in natural populations is affected by the integrated effects of multiple factors.

Key words pest resurgence, ecological mechanism, physiological mechanism

1 害虫再猖獗概况

害虫再猖獗指一种杀虫剂或杀螨剂使用后目标节肢动物有害物种丰盛度超过对照或未处理种群(Hardin *et al.*, 1995)。在20世纪70—80年代有关害虫再猖獗有多种定义,但其核心问题是由于农药的使用诱导了目标或非目标害虫种群数量异常增加,经过一定的时间种群数量超过了未施药区。也有人将农药使用导致次要害虫猖獗称为II型再猖獗(Metcalf, 1986)。在生态学和害虫治理中,猖獗(outbreak)、再猖獗(resurgence)和抗药性(resistance)3个概念的边界是有所区别的。可

以说再猖獗是猖獗的一个特例,或者说猖獗可以涵盖再猖獗;抗药性是再猖獗的原因之一,所以再猖獗可以涵盖抗药性(Cohen, 2006)。

农林害虫发生再猖獗是害虫防治中的普遍现象。涉及的害虫主要类群有螨类、同翅目、鞘翅目及鳞翅目昆虫。但主要集中在同翅目昆虫的飞虱、蚜虫和螨类。诱导害虫再猖獗的药剂种类很多,主要农药类型包括有机磷、氨基甲酸酯类、菊酯类、新烟碱类杀虫剂(吡虫啉)等。作者团队近年的研究表明,诱导害虫再猖獗的药剂还包括杀菌剂(如井冈霉素)(Wu *et al.*, 2001b),除草剂(如丁草胺)(Wu *et al.*, 2001a, 2004)。对典型的

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

收稿日期: 2011-06-16 接受日期: 2011-06-20

再猖獗型害虫褐飞虱而言,几乎所有的药剂在特定的浓度范围内均能刺激其生殖。

2 农药诱导害虫再猖獗机制

农药诱导再猖獗的机制一般可分为生态再猖獗和生理再猖獗。生态再猖獗机制主要是药剂杀伤天敌削弱了自然控制作用、破坏了生态平衡导致害虫发生再猖獗;在种间竞争相对平衡中,药剂杀伤竞争种也会导致另一竞争种发生再猖獗。生理再猖獗主要是药剂亚致死剂量刺激害虫生殖。

2.1 生态再猖獗机制

农药田间使用杀伤天敌引起害虫发生再猖獗的实例有很多,如褐飞虱 (Chelliah and Heinrichs, 1980; Heinrichs *et al.*, 1982a, 1982b; Ressig *et al.*, 1982; 高春先等, 1988; 王荫长等, 1994; 刘贤进和杜正文, 1995), 棉蚜 (吴孔明和刘芹轩, 1992), 蚜类 (Kapetamakakis *et al.*, 1986; Morishita, 2000)。也有人认为杀虫剂对天敌的负效应并非害虫再猖獗的根本原因 (Hardin *et al.*, 1995)。只有在天敌具有密度制约调节系统中使用杀虫剂才能导致害虫发生再猖獗 (Hardin *et al.*, 1995)。生态再猖獗机制主要是由于害虫和天敌差异化死亡率。一般来说天敌对农药更敏感。但田间害虫发生再猖獗的原因是多种因子综合作用的结果,其中包括杀伤天敌、药剂刺激生殖及农药改变植物的营养而有害虫的取食和繁殖。因此田间害虫再猖獗发生的机制有必要从种群、群落动力学并结合现代生物技术手段进行深入研究。研究的突破取决于研究者的创新思路和创新方法。

2.2 生理再猖獗机制

2.2.1 毒物兴奋效应及补偿作用 许多药剂亚致死剂量刺激害虫生殖的机制是由于毒物兴奋效应 (hormesis)。毒物低剂量具有刺激效应,高剂量是抑制效应 (Calabrese and Baldwin, 1997, 2001, 2003a, 2003b; Calabrese 2008)。毒物兴奋效应概念可追溯到 19 世纪微生物学家 Schulz 观察到的重金属和有机溶剂对酵母生长的促进作用,认为这种现象普遍存在于各种化合物和生命体中。后来 Luckey (1968) 从希腊语的兴奋性 (hormo) 及瞬时数量 (oligo) 2 个词合成为 Hormoligosis, 描述在亚最适条件下胁迫因子温和水平的刺激效应现象。在过去 10 多年间,毒物兴奋效应概念引起了

普遍关注 (Kaiser, 2003)。毒物兴奋效应现象被认为是生命体内稳态 (homeostasis) 破坏后的一种补偿机制 (Calabrese and Baldwin, 2002)。这种机制可能是超补偿的。许多昆虫物种受到农药胁迫后均表现出毒物兴奋效应。最近, Cohen (2006) 提出了农药调节内稳态调制 (pesticide-mediated homeostatic modulation, PIHM) 概念。PIHM 是一个含义较宽的概念,包括农药对非目标害虫的毒物兴奋效应和刺激效应。

2.2.2 农药刺激害虫生殖的生理机制 药剂刺激害虫生殖的调控与害虫的激素及卵黄蛋白的转录水平有关。作者研究表明,吡虫啉处理的三化螟、二化螟成虫体内激素水平变化显著,促进卵黄发生的保幼激素滴度显著上升 (Wang *et al.*, 2005; Yu *et al.*, 2007)。在盆栽水稻上用 15 ga. i. ha⁻¹、37.5 ga. i. ha⁻¹ 处理的三化螟 2 龄幼虫和用 15 ga. i. ha⁻¹ 处理的 4 龄幼虫羽化的成虫保幼激素水平与对照 (未处理) 相比分别增加 90.5%、152.8%、114.2% (Wang *et al.*, 2005), 处理的三化螟雌成虫产卵量也显著增加。吡虫啉处理的二化螟也有类似的趋势。但药剂处理的方式 (叶面喷雾、根区施药、点滴处理) 对激素水平影响差异显著,还与取食的水稻品种有关。感虫品种上药剂处理的螟虫激素水平和成虫产卵量显著高于抗虫品种。药剂亚致死剂量刺激褐飞虱生殖的物质基础是褐飞虱取食药剂处理的水稻体内可溶性糖和脂肪含量显著增加,尤其是羽化的成虫脂肪含量显著高于未处理对照 (Yin *et al.*, 2008), 表明药剂处理增加了褐飞虱能量积累。虫体能量的增加也显著增强了褐飞虱的飞行能力,吊飞试验表明药剂处理的褐飞虱飞行速度、飞行距离、飞行时间显著大于未处理的对照 (Zhao *et al.*, 2011)。

2.2.3 药剂刺激害虫生殖的分子机制 研究表明农药亚致死剂量处理的褐飞虱卵巢和脂肪体内 RNA 含量显著高于对照 (Ge *et al.*, 2009)。RNA 含量与卵巢卵黄蛋白含量有显著的正相关。这些研究结果说明药剂刺激生殖是通过激活脂肪体合成卵黄原蛋白的 RNA 转录水平开始的。脂肪体合成更多的卵黄蛋白,进而使摄入卵巢的卵黄蛋白含量显著增加。它的调控机制是药剂抑制保幼激素脂酶基因的表达,但保幼激素基因的表达量显著上调,致使成虫体内保幼激素水平显著提高,卵黄蛋白基因表达量显著上调 (Bao *et al.*, 2010;

Ge *et al.* ,2010)。蛋白质组学研究显示,药剂处理的褐飞虱与生殖相关的蛋白质表达量显著上调。

2.2.4 药剂改变寄主质量间接刺激害虫生殖

许多农药的施用对寄主植物的生理生化有显著的影响。例如井冈霉素、扑虱灵、吡虫啉等喷雾显著降低了水稻草酸含量(吴进才等,2003)。草酸被认为与抗褐飞虱有关,草酸含量下降则有利于褐飞虱取食、生殖。此外,药剂还显著降低了水稻叶片光合速率和叶绿素含量。用同位素活体标记表明,井冈霉素、吡虫啉及三唑磷喷雾抑制了水稻叶片光合产物的输出(罗时石等,2002)。抗虫性理论指出寄主植物的抗性和害虫的致害存在一对一的关系。作者的结果显示,农药的使用影响了寄主植物的生理生化导致其抗性下降,使之有利于害虫的取食和生殖(Wu *et al.* ,2001b),这一现象被称为农药诱导感虫性(pesticide-induced susceptibility)(Wu *et al.* ,2001a,2001b)。另有研究表明,氟戊菊酯和溴氰菊酯显著降低了棉花叶片总酚含量,由此导致粉虱发生再猖獗(Jeykumar and Gupta ,2007)。

农药改变植物质量对害虫的影响表现为增加害虫的营养(McClure ,1977; Jones ,1990; Wu *et al.* ,2001b)、促进植物生长(Chelliah and Heinrichs ,1980)、引诱害虫(Chelliah and Heinrichs ,1980)、降低植物防卫等方面使害虫发生再猖獗。然而在田间条件下由农药改变植物生理生化引起的害虫再猖獗与害虫直接接触农药刺激其生殖两种效应还难以区分,但可以通过严密的辅助试验设计加以分离。如对每一种药剂不同浓度进行点滴或药剂直接接触处理与直接喷雾处理比较对害虫生殖的影响。农药诱导植株感虫性导致的害虫再猖獗发展了再猖獗理论。

2.2.5 雄虫在害虫再猖獗中的作用

过去研究害虫再猖獗无一例外地局限于药剂对雌虫生殖的刺激效应,完全忽视了两性交配昆虫药剂对雄虫生殖及其交配传导效应。虽然在田间药剂使用时雌雄虫接触药剂的概率是随机的,但阐明药剂对雄虫生殖的刺激效应及其交配传导效应机制对认识害虫再猖獗这一自然规律及发展害虫再猖獗理论仍具有重要科学意义。在昆虫交配生物学中雄虫不仅把精子而且把附腺蛋白(accessory gland proteins ,ACPs)传导给了雌虫。大量研究证明,

ACPs 影响雌虫行为、产卵量及寿命(Cordero ,1995; Wagner *et al.* ,2001; Gillott ,2003)。作者最新研究表明,一些刺激褐飞虱生殖的药剂对雄虫生殖也有显著的刺激效应,使 ACPs 分泌量显著高于对照,并且能通过与雌虫交配传导给雌虫,导致处理的雄虫与处理的雌虫交配雌虫产卵量显著高于对照雄虫与处理的雌虫交配雌虫的产卵量(Ge *et al.* ,2010; Wang *et al.* ,2010),说明药剂处理的雄虫经由交配是药剂刺激雌虫生殖的一个重要途经。后来进行的蛋白质组学研究也证明药剂处理的雄虫与精子发育相关的蛋白表达量显著上调。

3 展望

害虫再猖獗是农林害虫防治中发生的普遍现象,因此,对害虫再猖獗生理生态机制的研究不仅是害虫可持续控制的必要前提,而且对了解害虫种群数量动态具有科学价值。而且,进行不同类型药剂,不同结构的农药诱导害虫再猖獗机制的比较研究对前瞻性地开发新农药品种亦具参考价值。

在多种害虫再猖獗现象中,作者发现同翅目昆虫(特别是飞虱、蚜虫)和螨类易发生再猖獗这个现象。显然,有必要进行药剂亚致死剂量对不同种昆虫刺激生殖的比较研究,由此可深入阐明害虫再猖獗机制。而且,许多农药在一定浓度范围内对典型的再猖獗型害虫(如褐飞虱)均具有刺激生殖效应,但不同农药对同种害虫的生殖刺激机制的共性和差异性还有待深入研究。此外,自然种群再猖獗的综合机制及生态因子对药剂刺激生殖效应的逆转研究更具有实用意义。

参考文献(References)

- Bao YY , Li BL , Liu ZB , Xue J , Zhu ZR , Cheng JA , Zhang CX ,2010. Triazophos up-regulated gene expression in the female brown planthopper , *Nilaparvata lugens*. *J. Insect Physiol.* ,56(9) :1087—1094.
- Calabrese EJ , Baldwin L ,1997. The dose determines the stimulation (and poison): development of a chemical hormesis database. *Int. J. Toxicol.* ,16(6) :545—559.
- Calabrese EJ , Baldwin LA ,2001. Hormesis: U-shaped dose responses and their centrality in toxicology. *Trends Pharmacol. Sci.* ,22(6) :285—291.

- Calabrese EJ, Baldwin LA, 2002. Defining hormesis. *Hum. Exp. Toxicol.*, 21: 91—98.
- Calabrese EJ, Baldwin LA, 2003a. The hormetic dose response model is more common than the threshold model in toxicology. *Toxicological Sciences*, 71(2): 246—250.
- Calabrese EJ, Baldwin LA, 2003b. Toxicology rethinks its central belief—hormesis demands a reappraisal of the way risks are assessed. *Nature*, 421(6924): 691—692.
- Calabrese EJ, 2008. Hormesis: way it is important to toxicology and toxicologists. *Environ. Toxicol. Chem.*, 27(7): 1451—1474.
- Chelliah S, Heinrichs EA, 1980. Factors affecting insecticide induced resurgence of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* on rice. *Environ. Entomol.*, 9(6): 773—777.
- Cohen E, 2006. Pesticide-mediated homeostatic modulation in arthropods. *Pestic. Biochem. Phys.*, 85(1): 21—27.
- Cordero C, 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: Honest and arbitrary traits? *J. Theor. Biol.*, 174(4): 453—461.
- 高春先, 顾秀慧, 贝亚维, 王仁民, 1988. 稻褐飞虱再猖獗原因的探讨. *生态学报*, 8(2): 155—163.
- Ge LQ, Hu JH, Wu JC, Yang GQ, Gu HN, 2009. Insecticide-induced changes in protein, RNA and DNA contents in ovary and fat body of female *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *J. Econ. Entomol.*, 102(4): 1506—1514.
- Ge LQ, Wu JC, Zhao KF, Chen Y, Yang GQ, 2010. Induction of *Nlvg* and suppression of *Nljhe* gene expression in *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae) adult females and males exposed to two insecticides. *Pesti. Biochem. Physiol.*, 98(2): 269—278.
- Gillott C, 2003. Male accessory gland secretions: modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.*, 48: 163—184.
- Hardin MR, Benrey B, Coll M, Lamp WO, Roderich GK, Barbosa P, 1995. Arthropod pest resurgence: an overview of potential mechanisms. *Crop Prot.*, 14(1): 3—18.
- Heinrichs EA, Aquino GB, Chelliah S, Valencia SL, Ressig WH, 1982a. Resurgence of *Nilaparvata lugens* (Stål) populations as influenced by methods and timing of insecticide applications in lowland rice. *Environ. Entomol.*, 11(1): 78—84.
- Heinrichs EA, Ressig WH, Valencia S, Chelliah S, 1982b. Rates and effect of resurgence-inducing insecticides on populations of *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) and its predators. *Environ. Entomol.*, 11(6): 1269—1273.
- Jeyakumar P, Gupta GP, 2007. Insecticide induced biochemical changes in cotton and consequent resurgence of whitefly. *Pest. Res. J.*, 19(1): 90—92.
- Jones VP, 1990. Does pesticide-induced activity of two-spotted spider mite (Acari: Tetranychidae) really contribute to population increases in orchards? *J. Econ. Entomol.*, 83(5): 1847—1852.
- Kaiser J, 2003. Sipping from a poisoned chalice. *Science*, 302(5644): 376—379.
- Kapetamakakis EG, Warman TM, Cranham JE, 1986. Effects of permethrin sprays on the mite fauna of apple-orchards. *Ann. Appl. Biol.*, 108(1): 21—32.
- 刘贤进, 杜正文, 1995. 不同药剂对褐飞虱的田间种群毒理机制探讨. *昆虫学报*, 38(4): 502—504.
- Luckey TD, 1968. Insecticide hormoligosis. *J. Econ. Entomol.*, 61(1): 7—12.
- 罗时石, 王泽港, 冯绪猛, 许俊峰, 丁海东, 吴进才, 葛才林, 马飞, 2002. 农药对水稻叶片光合产物输出速率影响的示踪动力学研究. *中国农业科学*, 35(9): 1085—1089.
- McClure MS, 1977. Resurgence of the scale *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaspididae), on hemlock following insecticide application. *Environ. Entomol.*, 6(3): 480—484.
- Metcalf RL, 1986. The ecology of insecticides and the chemical control of insects // Marcos K (ed.). *Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice*. Wiley, New York. 251—298.
- Morishita M, 2000. Effect of predators on the occurrence of the kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae), on feral plants, *Clerodendrum trichotomum* and *Akebia quinata*. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 44(4): 235—239.
- Ressig WH, Heinrichs EA, Valencia SL, 1982. Effects of insecticides on *Nilaparvata lugens* and its predators: spider, *Microvelia atrolineata*, and *Cyrtorhinus lividipennis*. *Environ. Entomol.*, 11(1): 193—199.
- Wagner WE, Kelley RJ, Tucker KR, Harper CJ, 2001. Females receive a life-span benefit from male ejaculates in a field cricket. *Evolution*, 55(5): 994—1001.
- Wang AH, Wu JC, Yu YS, Liu JL, Yue JF, Wang MY, 2005. Selective insecticide-induced stimulation on fecundity and biochemical changes in *Tryporyza incertulas* (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Econ. Entomol.*, 98(4): 1144—1149.
- Wang LP, Shen J, Ge LQ, Wu JC, Yang GQ, Jahn GC, 2010. Insecticide-induced increase in the protein content of

- male accessory glands and its effect on the fecundity of females in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). *Crop Prot.* , 29(11) : 1280—1285.
- 王荫长, 范加勤, 田学志, 高保宗, 范岳荣, 1994. 溴氰菊酯和甲胺磷引起稻飞虱再猖獗问题的研究. *昆虫知识* , 31(5) : 257—262.
- 吴进才, 许俊峰, 冯绪猛, 刘井兰, 邱慧敏, 罗时石, 2003. 稻田常用农药对水稻 3 个品种生理生化的影响. *中国农业科学* , 36(5) : 536—541.
- Wu JC , Qiu HM , Yang GQ , Liu JL , Liu GJ , Wilkins RM , 2004. Effective duration of pesticide-induced susceptibility of rice to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* (Stål) , Homoptera: Delphacidae) , and physiological and biochemical changes in rice plants following pesticide application. *Int. J. Pest Manag.* , 50(1) : 55—62.
- Wu JC , Xu JX , Liu JL , Yuan SZ , Cheng JA , Heong KL , 2001a. Effects of herbicides on rice resistance and on multiplication and feeding of brown planthopper (BPH) , *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Int. J. Pest Manag.* , 47(2) : 153—159.
- Wu JC , Xu JX , Yuan SZ , Liu JL , Jiang YH , Xu JF , 2001b. Pesticide-induced susceptibility of rice to brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.* , 100(1) : 119—126.
- 吴孔明, 刘芹轩, 1992. 杀虫剂诱使棉蚜再猖獗研究. *生态学报* , 12(4) : 341—347.
- Yin JL , Xu HW , Wu JC , Hu JH , Yang GQ , 2008. Cultivar and insecticide applications affect the physiological development of the brown planthopper , *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Environ. Entomol.* , 37(1) : 206—212.
- Yu YS , Xue S , Wu JC , Wang F , Yang GQ , 2007. Changes in levels of juvenile hormone and molting hormone in larvae and adult females of *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Pyralidae) after imidacloprid applications to rice. *J. Econ. Entomol.* , 100(4) : 1188—1193.
- Zhao KF , Shi ZP , Wu JC , 2011. Insecticide-induced enhancement of flight capacity of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). *Crop Prot.* , 30(4) : 476—482.