14 Nabeshima T., Kozaki T., Tomita T., Kono Y. *Biochem. Bioph. Res. Co*, 2003, **307**(1): 15~22.
15 Takeshi N., Mori A., Kozaki T. *Biochem. Bioph. Res. Co*, 2004, **313**(3): 794~801.
16 Anazawa Y., Tomita T., Aiki Y., Kozaki T., Kono Y. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2003, **33**(5): 509~514.
17 Yasuhiko A., Kozaki T., Mizuno H. Kono Y. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2005, **82**(2), 154~161.
18 Li F., Han Z. J. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2004, (34): 397~405.
19 Weill M., Lutfalla G., Mogensen K., Chandre F., Berthomieu A. *Nature*, 2003, **423**(6 936): 136~137.
20 Baek J. H., Kim J. I., Lee D. W., Chung B. K., Miyata T. *Pestic Biochem. Physiol.*, 2005, **81**(3): 164~175.
21 Zhu K. Y., Brindley W. A. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1990, **36**(1): 22~28.
22 Ren X. X., Han Z J. *Arch. Insect Biochem.*, 2002, **51**: 103~110.
23 Vontas J. G., Hejazi M. J., Hawkes N. J., Cosmidis N., Loukas M. *Insect Mol. Biol.*, 2002, **11**(4): 329~336.
24 Tomita T., Hidoh O., Kono Y. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2000, **30**(4): 325~333.
25 Baxter G. D., Barker S. C. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2002, **32**(7): 815~820.
26 Baxter G. D., Barker S. C. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 1998, **28**(8): 581~589.

害虫及害螨对阿维菌素抗药性研究进展*

刘开林 何 林** 王进军 赵志模

(西南大学植物保护学院 重庆市昆虫学及害虫控制工程重点实验室 重庆 400716)

Advances in the research on the pest resistance to avermectins. LIU Kai-Lin, HE Lin**, WANG Jin-Jun, ZHAO Zhi-Mo (*Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University*, Chongqing 400716, China)

Abstract Avermectins are a new group of natural compounds with high efficiency and broad spectrum properties, which posses excellent control effects on many insect and mite pests. With the extensive application in pest control, the great attention has been paid on the resistance of insect and mite pests to avermectins. The studies at home and abroad suggest that both *Pluttella xylostella* (L.) and *Tetranychus urticate* Koch have developed resistance to avermectins, while the resistance do not always exist the fitness cost. Meanwhile, the sensitivity of the resistant peat populations is hard to recover. Besides, the resistance inheritance to avermectins is subject to polygenic and non-complete recessiveness. The resistantance mechanisms are involved with many factors. The comprehensive analysis reveals that there is a quite high and potential resistance risk of insect and mite pests to avermectins.

Key words avermectins, resistance, fitness, resistance inheritance, mechanism of resistance

摘 要 阿维菌素(avermectins)是一类新型高效广谱的生物源农药,对多种害虫及害螨具有极好的防效。随着阿维菌素在害虫及害螨防治中的广泛应用,害虫和害螨对其的抗性问题日益受到关注。文章综述国内外的最新研究结果表明:小菜蛾 *Pluttella xylostella*(L.)、二斑叶螨 *Tetranychus urticate* Koch 等已对阿维菌素产生抗性,对阿维菌素产生抗性的害虫和螨并不总是表现适合度劣势,且抗性一旦产生敏感性较难以恢复;抗性遗传多数由多基因、不完全隐性控制;抗性机理涉及多种因素。综合分析发现害虫和螨对阿维菌素存在较大的、潜在抗性风险。

关键词 阿维菌素,抗药性,抗性适合度,抗性遗传,抗性机理

*国家自然科学基金(30600059);重庆市教委项目(KJ052208)。

**通讯作者,E-mail: helinok@tom.com

收稿日期:2006-01-20,修回日期:2006-03-01,2006-04-18再修回

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

阿维菌素(avermectins)是经链霉菌(*Streptomyces avermitilis* MA-4680(NRRL8165))发酵提取的混合天然产物[1]。它对各种作物害虫、害螨具有广谱、高效和低残留等特点,是当前农业害虫综合防治中理想的生物源农药。阿维菌素主要作用于γ—氨基丁酸(GABA)门控Cl^-通道,表现为对GABA的激动作用,使神经末梢大量释放GABA,并能促进GABA与次级神经元细胞膜或效应器细胞膜的结合,产生长时间、高强度的抑制效应,使害虫麻痹死亡,达到杀虫效果[2];此外,阿维菌素还调节谷氨酸门控Cl^-通道,带负电荷的氯离子大量流入细胞内,使膜电位保持在超极化状态,膜难以去极化[3,4]。在线虫和节肢动物体内大多存在含谷氨酸的神经递质,阿维菌素能发生立体选择性反应,调节特异性谷氨酸门控Cl^-通道和GABA门控Cl^-通道,细胞不能兴奋,致使神经传导受阻,最终引起虫体麻痹死亡[5]。随着阿维菌素在害虫、害螨防治中的广泛应用,害虫、害螨对其抗药性发展也日趋严重。近年来,国内外对阿维菌素抗药性的研究主要集中在以下方面。

1 害虫、害螨田间种群对阿维菌素的抗药性

害虫、害螨自然种群对阿维菌素的抗药性已是不可争辩的事实。

自1995年首次报道马来西亚田间小菜蛾*Pluttella xylostella*(L)种群对阿维菌素产生17~195倍的高抗性以来[6],相继在巴西、阿根廷报道马铃薯块茎蛾*Tuta absoluta*也对阿维菌素产生了抗药性[7,8]。近年国内也有较多关于小菜蛾对阿维菌素产生抗药性的报道:在台湾最大的2个蔬菜生产基地,小菜蛾对阿维菌素的抗性已高达2 500~5 000倍[9];云南通海县小菜蛾种群对阿维菌素的抗药性已增至46.1倍[10];温州和金华地区小菜蛾对阿维菌素的抗性倍数分别达到82.63和20.69倍[11];在2002~2004年间,吴永汉等应用北京宣化品系作为敏感种,监测了瓯海、龙湾、瑞安、平阳、文成、永嘉等6个县(区)共10个点的小菜蛾对阿维菌素抗性的变化动态,结果表明,除了平阳的吴垟和永嘉的岩头及文成的樟台外,其他各监测点小菜蛾对阿维菌素的抗性已上升到中等水平,抗性倍数为10.11~35.26倍[12];而泉州地区抗性监测结果表明小菜蛾的阿维菌素抗性呈逐年上升趋势,2003年比2000年高4.3倍[13]。除害虫外,1995年在美国加利福尼亚州、1996年在美国佛罗里达州和荷兰、1997年在美国华盛顿州先后发现二斑叶螨*Tetranychus urticae* Koch对阿维菌素产生了抗药性[14~16]。在我国四川地区,朱砂叶螨*Tetranychus cinnabarinus*(Boiduval)对阿维菌素抗性已达中抗水平[17]。

2 抗性害虫、害螨适合度研究

大多数抗药性昆虫与敏感性昆虫相比都具有较低的生态适合度。但在害虫及害螨对阿维菌素抗药性研究中却发现,害虫、害螨对阿维菌素产生抗药性后,并不总是表现适合度劣势。李腾武等的研究表明,小菜蛾阿维菌素抗性品系相对于敏感品系有0.84的适合度,存在一定适合度劣势[18]。但吴青君等报道,阿维菌素汰选的小菜蛾抗性种群与相对敏感种群相比不表现繁殖不利性,阿维菌素抗性种群的交配率,有效产卵数和孵化率均显著大于敏感种群,阿维菌素抗性种群的内禀增长率为0.139,是敏感种群的1.19倍,相对适合度为敏感种群的1.49倍[19]。室内汰选的抗阿维菌素拉美斑潜蝇品系与相对敏感品系相比也不存在适合度上的缺陷[20]。

有关害螨对阿维菌素抗性的研究也有类似的结果。何林等在抗性选育的基础上组建了朱砂叶螨相对敏感品系、抗阿维菌素品系在豇豆和棉花上的实验种群生命表。结果表明,在26℃条件下,抗性品系在棉花和豇豆上的相对适合度分别为0.89和0.58,说明朱砂叶螨对阿维菌素产生抗药性后,存在适合度缺陷[21];但在≥34℃条件下,抗性品系的产卵量显著大于敏感品系,用王—兰—丁模型推导敏感和抗性品系发育临界高温分别为36.0℃和42.4℃,这一结果提示对阿维菌素产生抗性的朱砂叶螨在

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

高温下具有生殖优势和更好的适应能力[22]。李瑞娟等用阿维菌素对二斑叶螨,进行抗性选育至9代,抗性种群的抗性达5.8倍,其雌成螨寿命、产卵量、卵的孵化率和后代若螨成活率分别比敏感品系增加15.88,10.87,5.86和-9.32%,表明阿维菌素对二斑叶螨的生长发育和繁殖有一定有利作用[23]。

从敏感性恢复方面看,小菜蛾对阿维菌素产生抗性后,敏感性回复较慢,对抗性品系停止喷药,消除选择压,至第7代敏感度才有明显回复,至第9代抗性从187倍下降到34倍[18]。张雪燕等研究也表明小菜蛾对阿维菌素产生100倍抗性后,在无药剂选择压力下,抗性逐渐下降,但减退的速度较慢,即使饲养到第20代,和汰选前相比仍有18倍的抗药性,抗性仅衰退65%[24]。而对溴氰菊酯抗性指数为362.79倍的武汉种群小菜蛾(F1代),在无药剂处理的条件下饲养至F7代,其抗性指数下降为10.91倍,比F1代降低96.99%,具有显著的抗性回复现象[25]。田间大丁草上三叶草斑潜蝇 *Liriomyza trifolii*(Burgess)对赛诺吗嗪(Cyromazine)、阿维菌素和多杀菌素分别产生18.1,188和22.0倍抗性后,在无药剂压力下,第10代对赛诺吗嗪恢复敏感,但对阿维菌素和多杀菌素分别还有3.1和3.2倍的抗性[26]。可见害虫对阿维菌素的抗药性相对而言较为稳定,高抗性一旦在田间发生,将很难恢复其敏感性。

3 抗药性遗传研究

害虫产生的抗药性是可以遗传的,研究抗药性的遗传方式,可对抗性的发展速度和水平做出判断,有助于找出延缓和克服抗性的办法。如果害虫的抗性为单基因遗传则抗性谱比较窄,可以使用增效剂或与之不发生交互抗性的农药,而多基因遗传的抗性虽然发展比较缓慢,但抗性谱较宽,一旦抗性产生则难以对付。多数研究报道表明害虫、害螨对阿维菌素的抗性遗传是多基因控制。家蝇 *Musca domestica* LPR品系对阿维菌素的抗性是多基因的,分别位于染色体2和3上,家蝇对阿维菌素的抗性为高度隐性遗传,不属于伴性遗传及细胞质遗传[27]。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 对阿维菌素的抗性遗传为常染色体、不完全隐性、多基因遗传[28~30]。小菜蛾对阿维菌素的抗性遗传是常染色体、不完全隐性遗传,而且可能是由多基因控制的[31,32]。朱砂叶螨对阿维菌素的抗性遗传形式为多基因不完全隐性或半隐性遗传,抗性遗传没有母体影响或核外效应[33]。

4 抗药性机理研究

近年来对阿维菌素抗性机理的研究主要集中在代谢抗性方面,对表皮穿透性降低和其它抗性机理也有一定研究,而对靶标抗性的研究较少。

4.1 代谢抗性

它是指由于解毒生酶活性增强而对杀虫剂代谢加速所产生的抗性。代谢抗性涉及的解毒酶主要有4大类:多功能氧化酶、非专一性酯酶、谷胱甘肽-S-转移酶和醛氧化酶。

害虫对阿维菌素抗药性主要与多功能氧化酶(MFO)和非专一性酯酶活性增强有关。Argentine等报道多功能氧化酶抑制剂Pbo对抗阿维菌素的马铃薯叶甲具有明显的增效作用,表明抗性与多功能氧化酶有关,另外酯酶对抗性也有一定作用[28,30]。Yoon等研究表明,与未经诱导的敏感品系相比,地塞米松(dexamethasone)和3-甲基胆蒽(3-methylcholanthrene)诱导后的敏感和抗性马铃薯叶甲显著提高了对阿维菌素的耐药性,而地塞米松是细胞色素P450中CYP3A家族的特异性诱导剂,因此推测细胞色素P450的CYP3A或相关家族涉及阿维菌素的代谢抗性[34],Gouamene-Lamine等的研究也表明细胞色素P450含量增加是马铃薯叶甲对阿维菌素产生抗性的一个重要机制[35]。多功能氧化酶抑制剂Pbo对抗阿维菌素的马铃薯块茎蛾具有明显的增效作用,也表明马铃薯块茎蛾对阿维菌素抗性主要与该酶活性增强有关[36]。活体增效剂实验初步判定,多功能氧化酶甲氧基脱甲基

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

活力增加是拉美斑潜蝇 *Liriomyza huidobrensis* 对阿维菌素产生抗性的主导机制，此外，酯酶也对抗性有一定作用[20]。活体增效实验表明 MFO 和 CarE 在小菜蛾对阿维菌素抗性机制中起重要作用[37,38]。梁沛等还通过差光谱技术测定了阿维菌素抗性品系和敏感小菜蛾细胞色素 P450 的含量，抗性品系是敏感品系的 1.38 倍[39]。黄剑等研究也表明，细胞色素 P450 含量和单加氧酶活性的增加是是小菜蛾对阿维菌素产生抗性的一个重要机制[40]。

螨类对阿维菌素的抗药性除主要受多功能氧化酶、非专一性酯酶的影响外，谷胱甘肽－S－转移酶(GST)活性增强也是一个主要抗性机制。抗阿维菌素二斑叶螨种群 NL-100 和 COL-00的多功能氧化酶活性远远高于敏感种群 GSS，用荧光标记抗性种群和敏感种群的 MFO 和 GST，发现这 2 种酶的增加与抗性的增强是成比例的。用增效剂 DEM 和 PBO 能对抗阿维菌素二斑叶螨增效，这也表明多 MFO 和 GST 活性增强是二斑叶螨对阿维菌素产生抗性的主要机制[41]。赵卫东等报道，二斑叶螨阿维菌素抗性种群的 MFO 和 GST 的活性均有所提高[42]。何林等用阿维菌素对朱砂叶螨选育至 42 代，抗性增长到 8.7 倍，阿维菌素抗性品系 CarE，GSTs 和 MFO 的活性分别为敏感品系的 2.7，3.4 和 1.4 倍，差异达显著水平，推测 3 种解毒酶活性显著升高是朱砂叶螨对阿维菌素产生抗性的重要原因[43]。曹小芳等用 SDS-PAGE 电泳结果表明，与敏感品系和其它农药抗性品系比较，阿维菌素抗性品系的酯酶活性最强，酯酶带染色最深且迁移距离明显远于其他品系，表明抗阿维菌素品系酯酶体系中可能存在变构酯酶[44]。

4.2　靶标抗性

GABA 受体结合性质的改变是害虫对阿维菌素的另一抗性机制。家蝇抗性品系的受体亲和力(K_d＝0.74±0.03 nmol/L)和敏感品系(K_d＝0.72±0.02 nmol/L)无显著差异，但抗性品系最大结合量(B_{max}＝0.077±0.006 pmol/mg 蛋白)较敏感品系的(B_{max}＝0.1113±0.008 pmol/mg 蛋白)降低 31%[45]；小菜蛾敏感种群的受体亲和力(K_d＝10.9368±0.4374 nmol/L)和抗阿维菌素种群(K_d＝9.8328±0.3933 nmol/L)无显著差异，但抗性种群的最大结合量(B_{max}＝71.2842±4.9910 fmol/mg 蛋白)比敏感种群(B_{max}＝112.0255±7.8418 fmol/mg 蛋白)降低 63.6%[46]。即家蝇和小菜蛾对阿维菌素的抗性都表现为受体数目的减少而非结构上的改变。高希武等还尝试对靶标抗性的分子机理进行研究，通过 RT-PCR 对阿维菌素的主要作用靶标小菜蛾 GABA 受体基因片段进行克隆与测序，扩增出 506 bp 的基因片段，抗性和敏感品系有 99.8%碱基相同，该片段第 163 位的 C 突变为 T，使相应位置上的丝氨酸(Ser)突变为亮氨酸(Leu)，同源分析表明，该片段可能为一个新的基因片段，但该基因片段是否与小菜蛾对阿维菌素产生抗性有关尚不能确定[47]。此外，谷氨酸受体基因突变可能与阿维菌素抗性有关。果蝇 *Drosophila melanorgaster* 对 Nodulisporic acid 产生 23 倍抗性后对阿维菌素类药剂——伊维菌素有 3.3 倍抗性，谷氨酸受体对 Nodulisporic acid 和伊维菌素的亲和力都显著下降，序列分析表明一个脯氨酸突变为丝氨酸。在爪蟾卵母细胞(xenopus oocytes)表达系统测定发现抗性品系对 Nodulisporic acid 和伊维菌素的敏感性比野生型降低约 10 倍[4]。而螨类是否对阿维菌素的产生靶标抗性还未见报道。

4.3　表皮抗性和其它抗性机制

表皮抗性主要是指杀虫剂对昆虫的体壁穿透率下降。杀虫剂可以通过昆虫的表皮、呼吸系统或肠腔进入昆虫体内。这些途径中任一环节的改变都有可能延缓药物到达作用靶点的时间而出现药效下降。表皮抗性也是害虫、害螨对阿维菌素抗药性的主要机制。Scott 等从纽约的一个牛奶场采集家蝇并用阿维菌素汰选，发现抗性增长很快，汰选 7 代后抗性即达到 60 000倍以上，用注射法可使 AVER 品系家蝇对阿维菌素的 LD_{50}从 1×10^5 ng/头降到 43 ng/头，抗性倍数降低 1 700 多倍，而敏感品系的不变[48]。这一结果表明表皮穿透性降低是该品

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

系对阿维菌素抗性的重要机制。高剂量阿维菌素处理小菜蛾幼虫后,阿维菌素抗性幼虫对其内寄生蜂具有明显的保护作用,这表明小菜蛾对阿维菌素的抗性可能与表皮穿透作用降低有关[49]。吴青君进一步用氚标记阿维菌素点处理阿维菌素敏感和抗性小菜蛾幼虫,结果表明阿维菌素对小菜蛾敏感种群的平均表皮穿透量比抗性种群高1.5倍,处理24 h后,抗性种群仍有45.9%的阿维菌素滞留于体表,而敏感种群却有98.4%的药剂穿透表皮[46]。

螨类对阿维菌素抗药性研究相对薄弱,表皮抗性研究更少,Campos等将不同地区的4个二斑叶螨种群连续用阿维菌素汰选,分别得到CA-r,CI-r,HO-r和HO-def抗性种群。通过浸渍法和叶膜法分别测定各种群对阿维菌素的LC_{50}和LC_{90},结果除了CI-r种群外,其他3个种群通过浸渍法得到的抗性倍数均比通过叶膜法得到的低得多。以LC_{90}值计算,前者的抗性指数为8~18倍,后者则达900倍以上;以LC_{50}值计算,前者的为6~16倍,而后者的达490倍以上。由此说明这3个种群的抗性与表皮穿透性降低关系不大。而Cl^-r种群的情况正好相反,说明该种群的抗性可能与表皮穿透性降低有关[50]。

Campos用[^{3}H]阿维菌素研究二斑叶螨CA-r和HO-def种群的离体及活性代谢情况,证明这2个种群对阿维菌素的抗性主要是由于虫体对药剂的排泄能力增强所引起,同时可能伴有对体内残留阿维菌素的轭合及代谢能力增强的作用[51]。

5 害虫及害螨对阿维菌素抗药性风险评估及抗性治理

已有的研究表明,害虫、害螨对阿维菌素的抗药性具有很大风险。从抗性适合度来看,很多昆虫、螨类对阿维菌素产生抗性后并不存在适合度劣势,杀虫剂停用轮用只能延缓抗性发展,而难以使抗性害虫的敏感性得到恢复,害虫、害螨对阿维菌素潜在的抗性风险是很大的,抗性治理是困难的。很多报道指出γ—氨基丁酸(GABA)及受体都参与了热应激过程[52~54],而阿维菌素主要作用于γ—氨基丁酸(GABA)受体。抗环戊二烯黑腹果蝇*Drosophila melanorgaster*在38℃表现的温度敏感性麻痹现象(temrperature sensitive paralysis)与其γ—氨基丁酸(GABA)受体敏感度降低有关[55,56];朱砂叶螨对阿维菌素产生抗性后对高温的适应能力较敏感品系明显增强[22]。抗性朱砂叶螨的高温适应性是否与γ—氨基丁酸(GABA)受体敏感性降低有关有待进一步研究。如果多数害虫、害螨对阿维菌素产生抗性后,都增强对高温的适应性,那么随着全球气候变暖,阿维菌素的抗性治理将更加困难。

从抗性机理研究来看,害虫、害螨对阿维菌素的抗性机理是多因素的,与单因素介导的抗性相比较,更加难于治理。目前的研究表明,害虫、害螨对阿维菌素的抗性涉及的代谢抗性机理的几乎都与多功能氧化酶、羧酸酯酶和谷胱甘肽—S—转移酶活性增强有关。此外,表皮穿透性和GABA受体敏感性降低也是害虫对阿维菌素产生抗性的重要机理(表1)。

从抗药性的遗传形式来看,多数报道害虫、害螨对阿维菌素的抗性遗传是多基因控制的,且多为隐性遗传,虽然抗性发展缓慢,但抗性一旦产生将难以对付。何林等报道朱砂叶螨对不同药剂的抗性现实遗传力为:甲氰菊酯(h^2=0.219 0)>阿维菌素(h^2=0.068 8)>哒螨灵·阿维混剂(h^2=0.063 6)>哒螨灵(h^2=0.026 1)>甲氰·阿维混剂(h^2=0.002 4)[33]。抗性现实遗传力越大,抗药性风险越高,由上述结果看出,阿维菌素抗性风险仅次于甲氰菊酯,因此,在大量使用阿维菌素防治害虫、害螨时,其抗性监测和延缓措施应该引起高度重视。

正如Beers等研究表明阿维菌素和噻螨酮之间没有交互抗性[57],Stumpf等报道,四螨嗪、三氯杀螨醇、噻螨酮和阿维菌素之间没有交互抗性[41]的结果一样,目前的研究都表明阿维菌素除了与其类似物具有交互抗性外,与其它大多数农药都没有明显的交互抗性,因此,从理论上讲采用农药混用能有效延缓害虫、害螨对阿维菌素的抗性进化。何林等研究表明甲氰菊酯

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

与阿维菌素混用能有效延缓朱砂叶螨抗性进化，两者轮用不能延缓朱砂叶螨抗性进化，反而加速了对甲氰菊酯的抗性发展；哒螨灵与阿维菌素混用、轮用都能有效延缓朱砂叶螨对二者的抗性进化[58]。

表 1　部分害虫、害螨对阿维菌素的抗性机理

抗性机理	小菜蛾	参考文献	朱砂叶螨	参考文献	二斑叶螨	参考文献	马铃薯叶甲	参考文献	拉美斑潜蝇	参考文献	家蝇	参考文献	马铃薯块茎蛾	参考文献
多功能氧化酶活性增强	++	[37～40]	++	[43]	++	[41, 42]	++	[28, 30] [34, 35]	++	[20]	−	[27]	++	[40]
酯酶活性增强	++	[27～39]	++	[43, 44]	n		++	[28]	+	[20]	−	[27]	n	
谷胱甘肽-S-转移酶活性增强	+	[18]	++	[43]	++	[41, 42]	−	[28]	n		−	[27]	+	[40]
表皮穿透性降低	++	[40, 49]	n		+	[50]	n		n		++	[48]	n	
GABA 受体结合性质的改变	++	[46, 47]	n		n		n		n		++	[45]	n	
其它机理	n		n		排泄能力增强	[51]	排泄能力增强	[28]	n		n		n	

注：++ 表示已证实抗性机理；+ 表示可能抗性机理；− 表示不存在的抗性机理；n 表示未报道。

6　结束语

害虫、害螨对阿维菌素的抗性虽然发展较缓慢，但潜在的抗性风险较大。国内外对农业害虫、害螨对阿维菌素抗性的研究多集中在生理生化水平，国外针对寄生虫和线虫对阿维菌素的抗性研究较多，且已深入到分子水平[59～61]。由于抗性基本上是抗性基因被选择的过程，因此，研究抗性最终必须鉴定抗性基因[62]。进一步运用分子生物学、基因组学技术深入研究其抗性分子机理、抗性基因的表达和调控，将具有重要的理论意义和实践价值。随着人们对化学农药残留影响农业生产、生态环境和人类健康的重视，生物源农药阿维菌素将被更广泛的应用，而这必将加快害虫、害螨对其抗药性的产生。正如前所述，害虫、害螨对阿维菌素的抗性呈现以下特点：抗性机制涉及多种因素；抗性遗传由多基因、不完全隐性基因控制；抗性适合度代价不明显，甚至存在一定的适合度优势；敏感性难以恢复。这些特点提示我们，害虫、害螨对阿维菌素一旦产生抗性，其抗性治理将会相当困难。当前应该采取一些积极措施如定期进行抗性监测，掌握抗性动态；限制用药，适度治理，降低药剂选择压力，保持害虫、害螨种群对阿维菌素的敏感性；选用与阿维菌素无交付抗性的药剂进行混用，谨慎使用药剂轮用等，以尽可能延缓害虫、害螨对阿维菌素产生抗药性，延长该药剂的使用寿命。

参　考　文　献

1　Putter I., Macconnell J. G., Preiser F. A., Haidri A. A., Ristich S. S. *Experientia*, 1981, **37**: 963～964.

2　游锡火. 吉林农业, 2000, **5**: 35.

3　Cully D. F., Paress P. S., Liu K. K., Schaeffer J. M., Arena J. P. *J. Biol. Chem.*, 1996, **271**: 20 187～20 191.

4　Kane N. S., Hirschberg B., Qian S., Hunt D., Thomas B., *et al*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 13 949～13 954.

5　Shoop W. L., Mrozik H., Fisher M. H. *Veterinry Parasitol.*, 1995, **59**(2): 139～156.

6　Wright D. J., Iqbal M., Verkerk R. H. J. Mededelingen Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Westenschappen Universiteit Gent, 1995, **60**(3): 927～933.

7　Siqueira H. á. A., Guedes R. N. C., Picanço M. C. *Agric. Forest. Entomol.*, 2000, **2**: 147～153.

8　Lietti M. M. M., Botto. E., Alzogara. R. A. *Neotrop. Entomol.*, 2005, **34**(1): 113～119.

9　Kao C., Cheng E. Y. *J. Agric. Res. China*, 2001, **50**: 80～89.

10　张雪燕, 何婕, 叶翠玉, 薛熠. 华中农业大学学报, 2001, **20**(5): 426～430.

11　郭世俭, 林文彩, 章金明. 浙江农业学报, 2003, **15**(1): 19

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

~22.
12 吴永汉,张纯胄,许方程,金斐雅. 温州大学学报,2005,**18**(2):37~41.
13 刘学东,徐敦明,魏辉. 华东昆虫学报,2005,**14**(1):69~71.
14 Iqbal M., Wright D. J. *Bull. Entomol. Res.*, 1997, **87**: 481~486.
15 Campos F., Dybas R. A., Krupa D. A. *J. Econ. Entomol.*, 1995, **88**: 225.
16 Beers E. H., Riedl H., Dunley J. E. *J. Econ. Entomol.*, 1998, **91**: 352.
17 农业部全国农业技术推广服务中心. 农药快讯,2003,**18**:23~24.
18 李腾武,高希武,郑炳宗,梁沛. 昆虫学报,2000,**43**(3):255~263.
19 吴青君,张文吉,张友军,徐宝云,朱国仁. 农药学学报,2000,**2**(1):36~40.
20 黄华章. 北京:中国农业大学,硕士学位论文. 1998.
21 何林,杨羽,符建章,王进军,赵志模. 植物保护学报,2004,**31**(4):395~400.
22 何林,赵志模,曹小芳,邓新平,王进军. 昆虫学报,2005,**48**(2):203~207.
23 李瑞娟,王开运,姜兴印,仪美芹. 农药学学报,2004,**6**(1):81~84.
24 张雪燕,何婕. 植物保护学报,2001,**28**(2):163~168.
25 赵建周,朱国仁,徐宝云,剧正理,朱树勋,等. 植物保护,1993,**6**:13~14.
26 Ferguson J. S. *J. Econ. Entomol.*, 2004, **97**(1):112~119.
27 Scott J. G. *Pesic. Biochem. Physiol.*, 1989, **34**: 27~31.
28 Argentine J. A., Clark J. M., Lin H. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1992, **44**: 191~207.
29 Argentine J. A, Clark J. M. *Pestic. Sci.*, 1990, **28**: 17~24.
30 Clark J. M., Argentine J. A., Lin H., Gao. X. Y. *Washington, D C. Am. Chem. Soc. Symp. Ser.*, 1992, **322**: 247~263.
31 Liang P., Gao X. W., Zheng B. Z. *Pest Manag. Sci.*, 2003, **59**(5):1 232~1 236.
32 Sayyed A. H., Omar D., Wright D. J. *Pest Manag. Sci.*, 2004, **60**(8):827~832.
33 何林,赵志模,邓新平,王进军,刘怀. 中国农业科学,2003,**10**(1):35~41.
34 Yoon K. S., Clark J. M. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2002, **73**: 74~86.
35 Gouamene-Lamine C. N., Yoon K. S., Clark J. M. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2003, **76**: 15~23.
36 Siqueira H. A., Guedes R. N., Fragoso D. B., Magalhães L. C. *Int. J. Pest Manag.*, 2001, **47**: 247~251.
37 何玉仙,杨秀娟,翁启勇. 福建农业学报,2002,**17**(3):155~158.
38 吴青君,张文吉,张友军,徐宝云,朱国仁. 植物保护学报,2002,**29**(3):239~243.
39 梁沛,高希武,郑炳宗,戴洪波. 农药学学报,2001,**3**(1):41~45.
40 黄剑,吕敏,王群利,吴文君. 农药学学报,2005,**7**(4):316~322.
41 Stumpf N., Nauen. R. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2002, **72**(2):111~121.
42 赵卫东,王开运,姜兴印,仪美芹. 昆虫学报,2003,**46**(6):788~792.
43 何林,谭仕禄,曹小芳,赵志模,邓新平,等. 农药学学报,2003,**5**(4):23~29.
44 曹小芳,何林,赵志模,邓新平,王进军. 蛛形学报,2004,**13**(2):95~102.
45 Konno Y., Scott J. G. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1991, **41**: 21~28.
46 吴青君,张文吉,张友军,徐宝云,朱国仁,等. 昆虫学报,2002,**45**(3):336~340.
47 高希武,梁沛. 见李典谟主编,昆虫学创新与发展. 北京:科技出版社,2002. 282~283.
48 Scott J. G., Roush R. T., Liu N. *Experientia.*, 1991, **47**: 288~291.
49 Iqbal M., Wrisht D. J. *Bull. Entomol. Res.*, 1996, **86**: 721~723.
50 Campos F., Dybas R. A., Krupa D. A. *J. Econ. Entomol.*, 1995, **88**(2):225~231.
51 Campos F., Krupa D. A., Dybus R. A. *J. Econ. Entomol.*, 1996, **89**(3):594~601.
52 Fraser E. J., Bosma P. T., Trudeau V. L., Docherty K. *Gener. Compar. Endocr.*, 2002, **125**: 163~175.
53 Mukherjee D., Mrinal K. Poddar P. *Biochem. Behav.*, 2001, **69**: 401~407.
54 Binda F., Bossi E., Giovannardi S., Forlani G., Peres A. *FEBS Lett.*, 2002, **13**(512):303~307.
55 Ffrench-Constant R. H., Steichen J. C., Ode P. J. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1993, **46**: 73~77.
56 Zhang H. G., Ffrench-Constant R. H., Jackson M. *B. J. Physiol.*, 1994, **479**: 56~75.
57 Beers E. H., Riedl H., Dunley J. E. *J. Econ. Entomol.*, 1998, **91**: 352.
58 He L., Zhao Z. M., Deng X. P., Wang J. J. *Int. J. Pest Manag.*, 2003, **49**(4):271~274
59 Sansters N. C., Bannan S. C., Weiss A. S., Nulf S. C., Klein R. D., *et al. Exp. Parasitol.*, 1999, **91**: 250~257
60 Delany N. S., Laughton D. L., Wolstenholme A. J. *Mol. Biochem. Parasitol.*, 1998, **97**(2):177~187.
61 Blackhall W. J., Prichard R. K., Beech R. N. *Mol. Biochem. Parasitol.*, 2003, **131**(2):137~145.
62 张宗炳,杀虫药剂的分子毒理学. 北京:农业出版社,1987. 253~269.

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n