

巴氏新小绥螨溴氰菊酯抗性品系的筛选 及其抗性遗传方式研究*

常 静** 李子奇 白 琳 刘 喆 董晓涵 孟瑞霞***

(内蒙古农业大学园艺与植物保护学院, 呼和浩特 010019)

摘 要 【目的】明确巴氏新小绥螨 *Neoseiulus barkeri* 溴氰菊酯抗性品系的抗性遗传方式, 为更好的结合化学药剂防治田间害虫提供理论指导。【方法】应用直接向巴氏新小绥螨及食物喷药的方法筛选巴氏新小绥螨抗药性品系; 通过杂交和回交试验, 确定巴氏新小绥螨的显性度 (D)、细胞质影响因子和遗传基因。【结果】经过 30 代选育, 巴氏新小绥螨比原始敏感品系抗药性增加了 226.38 倍; 杂交 F_1 代 ($SS_{\text{♀}} \times RR_{\text{♂}}$ 和 $RR_{\text{♀}} \times SS_{\text{♂}}$) 的显性度 D 值分别为 0.893 8 和 0.761 7, 均属于 $0 < D < 1$ 范围, 表明抗性由不完全显性基因控制; 两 D 值在 95% 置信限有重叠, 所以 $SS_{\text{♀}} \times RR_{\text{♂}}$ 和 $RR_{\text{♀}} \times SS_{\text{♂}}$ 两种杂交方式不存在显著性差异, 证明巴氏新小绥螨对溴氰菊酯的抗性遗传基因主要在常染色体上; 回交 F_2 代 (BC_{1SR} 和 BC_{1RS}) 的实际死亡率剂量曲线和期望死亡率剂量曲线相差较大, 经 χ^2 检验, 存在显著性差异 ($P < 0.05$), 证明其抗性由多基因控制。【结论】巴氏新小绥螨对溴氰菊酯产生抗性属于不完全显性多基因遗传, 这种遗传方式将使巴氏新小绥螨抗性种群迅速发展。抗药性捕食螨在田间应用可以降低生物防治与化学防治之间的矛盾, 为综合防治害虫创造有利条件。

关键词 巴氏新小绥螨, 抗药性选育, 遗传方式, 显性度, 多基因

A deltamethrin resistant strain of *Neoseiulus barkeri*: Selection for resistance and genetic analysis

CHANG Jing** LI Zi-QI BAI Lin LIU Zhe DONG Xiao-Han MENG Rui-Xia***

(College of Horticulture and Plant Protection, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China)

Abstract [Objectives] To clarify the inheritance of resistance to deltamethrin in *Neoseiulus barkeri* and provide theoretical guidance for the improved control of field pests. [Methods] A deltamethrin resistant strain of *N. barkeri* was created by the direct spraying of deltamethrin, and the degree of dominance (D), cytoplasmic factors and genes involved in resistance were determined by crossing and backcrossing resistant (RR) and susceptible (SS) strains. [Results] After 30 generations of selection, a resistant strain (RR) with 226.38-fold higher tolerance for deltamethrin than the sensitive strain, was obtained. D values for the F_1 ($SS_{\text{♀}} \times RR_{\text{♂}}$ and $RR_{\text{♀}} \times SS_{\text{♂}}$) were in the range $0 < D < 1$ (0.893 8 and 0.761 7, respectively), indicating incomplete dominance. The 95% confidence limits of these two D values overlap, indicating that there is no significant difference between the D_{SR} and D_{RS} strains. This demonstrates that the gene conferring deltamethrin resistance is mainly on the autosome. A Chi-square (χ^2) goodness-of-fit test indicates that the mortality levels of F_2 females (BC_{1SR} and BC_{1RS}) were significantly different ($\chi^2=15.51$, $df=8$, $P < 0.05$) from those expected under the assumption of multiple gene control. [Conclusion] The inheritance of resistance to deltamethrin in *N. barkeri* allows resistance to develop rapidly. Release of the resistant strain should reduce the conflict between biological and chemical control.

Key words *Neoseiulus barkeri*; resistance selection; resistance inheritance; degrees of dominance; multiple genes

*资助项目 Supported projects: 内蒙古自治区高等学校科学研究项目 (NJZY18060); 内蒙古自治区自然科学基金项目 (2019MS03068)

**第一作者 First author, E-mail: changjing10220@sina.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: mengrx@hotmail.com

收稿日期 Received: 2020-12-16; 接受日期 Accepted: 2021-09-07

巴氏新小绥螨 *Neoseiulus barkeri* 属于植绥螨科 Phytoseiidae 新小绥螨属 *Neoseiulus*, 是蓟马和叶螨重要的自然天敌, 在澳大利亚、欧洲等国家被广泛应用 (Tian *et al.*, 2019)。该螨具有多食性的特点, 可以以蚧壳虫、木虱和线虫等为食, 且因其扩散力强、死亡率低、发育历期短、易于饲养和大量繁殖等优点, 被称之为最有效的生物防治天敌之一 (侯栋元等, 2020)。

生物防治和化学防治是农业有害生物综合治理中广泛采用的有效措施, 尤其在使用化学药剂控制害虫的过程中起到非常重要的作用, 但是, 化学农药的长期使用, 往往引起环境污染和害虫抗药性的增强, 甚至导致大量害虫天敌的死亡 (杨慧等, 2020)。因此, 选用具有抗药性的天敌进行田间释放, 既能有效防治有害生物, 还能避免天敌的大量死亡。Mochizuki (2003) 应用抗拟除虫菊酯的温氏新小绥螨 *Neoseiulus womersleyi* (曾用名: 温氏钝绥螨 *Amblyseius womersleyi*) 种群与化学药剂结合的方法防治茶树上的神泽氏叶螨 *Tetranychus kanzawai* Kishida 取得了明显的防治效果。在国外对于植绥螨抗性筛选的研究较早, 美国科学家 Hoy (1979) 率先报道了苹果园内发现的西方静走螨 *Galendromus occidentalis* (曾用名: 西方盲走螨 *Typhlodromus occidentalis*) 抗有机磷品系。Mário 等 (2001, 2006) 在室内选育获得了温氏新小绥螨杀扑磷抗性品系, 并对其抗药性机制进行了研究。我国对植绥螨抗药性的研究尽管起步较晚, 但也取得了很大的进步。先后有黄明度等 (1987) 在室内成功筛选了尼氏真绥螨 *Euseius nicholsi* (曾用名: 尼氏钝绥螨 *Amblyseius nicholsi*) 抗亚胺硫磷品系; 柯励生等 (1990) 等选育出了温氏新小绥螨 (拟长毛钝绥螨 *Amblyseius pseudolongispinos* 为同物异名) 抗氧化乐果品系; 陈霞等 (2011) 成功选育了胡瓜新小绥螨 (曾用名: 胡瓜钝绥螨 *Amblyseius cucumeris*) 抗阿维菌素品系。目前, 在害虫治理仍以化学防治为主的前提下, 植绥螨的抗药性筛选和应用尤为重要。

捕食螨的抗药性遗传主要包括单基因 (Croft *et al.*, 1976) 或多基因遗传 (柯励生等, 1990)、

抗药性基因内的显隐性关系 (Roush and Plapp, 1982) 和抗药性个体的适合度等 (王争艳等, 2021)。Roush 和 Hoy (1980) 初步判断西方静走螨对氨基甲酸酯类农药的抗性是由不完全的显性基因决定的, 对硫磷的抗性主要是单基因显性或亚显性基因决定 (Roush and Hoy, 1978), 对谷硫磷的抗性是不完全显性单基因控制的 (Roush and Hoy, 1980)。柯励生等 (1990) 明确了温氏新小绥螨抗乐果品系是多基因隐性遗传。黄明度等 (1987) 研究发现, 尼氏真绥螨对亚胺硫磷产生抗药性是半显性单基因遗传的。因此, 明确捕食螨的抗药性遗传方式对了解捕食螨抗药性的基本规律、指导捕食螨抗药性遗传改良具有重要的意义。

巴氏新小绥螨对蓟马和叶螨具有很好的捕食作用, 但该螨对拟除虫菊酯类杀虫剂十分敏感, 若能筛选出抗拟除虫菊酯品系, 且将其应用到生产实践, 对提高蓟马和叶螨的综合防治水平具有重要的实践意义。本研究选用溴氰菊酯对巴氏新小绥螨进行连续多代筛选, 以获得巴氏新小绥螨抗溴氰菊酯品系, 并在此基础上, 对其抗药性遗传方式进行研究, 为巴氏新小绥螨抗拟除虫菊酯品系大量繁殖应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试巴氏新小绥螨

巴氏新小绥螨敏感品系 (SS): 于内蒙古农业大学园艺与植物保护学院有害昆虫生物防治实验室, 采用椭圆食粉螨 *Aleuroglyphus ovatus* 饲养繁殖, 保证连续多代不接触任何杀虫杀螨剂。

巴氏新小绥螨溴氰菊酯抗药性品系 (RR): 在 Petrushov (1992) 植绥螨抗性选育方法的基础上, 将室内饲养的敏感巴氏新小绥螨及椭圆食粉螨同时进行抗性选育。从亲代中挑取出巴氏新小绥螨雌成螨, 以溴氰菊酯对雌成螨的 LC_{25} 剂量处理该螨, 24 h 后将存活的巴氏新小绥螨移入粉螨中。同时, 在粉螨的饲养过程中, 在饲料中喷洒相同浓度的溴氰菊酯, 并随着粉螨种群抗药性的增长, 逐步加大药剂喷洒浓度, 用抗药性粉螨饲喂巴氏新小绥螨。如此重复, 多代筛选。

1.2 供试药剂

98%溴氰菊酯原药购自江苏扬农化工股份有限公司。

1.3 捕食螨生物测定方法

生物测定方法主要是根据 FAO 制定的叶螨类经典的常规标准化方法——浸玻片法 (FAO, 1980)。抗性选育毒力测定供试杀虫剂设置 5-6 个浓度梯度, 抗性遗传分析, 系列浓度增至 10 个, 均以清水作对照。把双面胶带剪成面积为 2 cm×3 cm 条带并贴在载玻片上, 然后用细毛笔选择大小一致的雌成螨, 将其背面粘在双面胶上, 使之仰卧, 而足及口器尚可活动, 每玻片粘 3 行, 每行 10 头, 并保证无机械损伤。然后将带虫玻片浸入不同浓度梯度药液中 5 s, 每个处理 30 头螨, 3 个重复。玻片取出后用滤纸吸干多余液滴, 并放于玻片架上, 置于温度为 (25±1) °C、光照 16L: 8D、相对湿度 80%±5% 的人工智能光照培养箱中, 24 h 后, 置于体式显微镜下检查巴氏新小绥螨的死亡情况, 以毛笔或针刺其身体, 身体及口、足不动视为螨死亡。

1.4 杂交回交试验

参照宋丽雯等 (2019) 的方法, 设正交和反交试验。为保证进行杂交试验的雌成螨未交配, 挑取巴氏新小绥螨抗性和敏感种群的雌性前若螨各 300 头, 单独饲养, 待发育为雌成螨后, 分别与抗性和敏感种群的雄螨进行交配, 即 (RR♀×SS♂) 和 (SS♀×RR♂), 得子一代 [F₁ (F_{1RS}, F_{1SR})]; 回交试验, 挑取 F₁ 代的 F_{1RS} 和 F_{1SR} 的雌性前若螨单独饲养, 待其发育到雌成螨后分别与亲本回交得 F₂ 代, 即 [BC₁(RS♀×RR♂)] 和 [BC₁'(SR♀×SS♂)]。分别对亲本、F₁、F₂ 代的雌成螨进行生物测定, 生物测定方法见 1.3 处描述, 应用剂量对数-死亡率几率值线 (LD-P) 进行统计分析。

1.5 显性度测定

害虫抗药性遗传的显性、隐性常用显性度 (D) 来区分, 参照 Stone (1968) 提出的 D 值计算公式:

$$D = \frac{2X_2 - X_1 - X_3}{X_1 - X_3} \quad (1)$$

其中 X₁、X₂、X₃ 分别代表亲本纯合子 R, 杂合子 RS 或 SR 和感性纯合子 S 的 LC₅₀ 对数值。D = -1 时抗性基因为完全隐性; -1 < D < 0 时抗性基因为不完全隐性; 0 < D < 1 为抗性基因为不完全显性; D = 1 时抗性基因为完全显性。

1.6 母系遗传分析方法

参照 Lehmann (1966) 的方法, 应用以下显性度方差分析公式进行计算分析。

$$V_{ar}(D) = \frac{4}{(X_1 - X_3)^2} \left[V_{ar}(X_2) + \frac{(X_2 - X_3)^2}{(X_1 - X_3)^2} V_{ar}(X_1) + \frac{(X_2 - X_1)^2}{(X_1 - X_3)^2} V_{ar}(X_3) \right] \quad (2)$$

若两个 V_{ar}(D) 值有差异, 则推断抗性遗传可能有母体效应或核外效应 (Extranuclear effects), 若差异不显著, 说明所产生的抗性为染色体遗传。

1.7 单基因、双基因遗传的确定

根据孟德尔提出的单基因遗传期望假设, 不同剂量处理下回交个体相应频率计算根据以下公式 (Georgiou and Garber, 1965) 完成:

$$BC(F_{1RS} \times RR), \quad X_V = W(F_{1RS}) \times 0.5 + W(RR) \times 0.5 \quad (3)$$

$$BC'(F_{1SR} \times SS), \quad X_V = W(F_{1SR}) \times 0.5 + W(SS) \times 0.5 \quad (4)$$

X_V 表示一定浓度下, F₂ 代的期望死亡率, W 为 F_{1RS}、F_{1SR}、RR 和 SS 种群在对应浓度下的死亡率, 这些值均可以根据不同种群的 LD-P 线获得。根据以上数值可以得到 F₂ 代剂量-期望反应曲线 (即不同药剂剂量下, F₂ 代期望死亡率图)。

根据 Sokal 和 Rohlf (1995) 的卡方检验公式:

$$\chi^2 = \sum_{i=r}^r \frac{(F - pn)^2}{pqn} \quad (5)$$

本文中卡方检测 (χ²-test) 是用来检测 F₂ 代实际剂量-反应和剂量-期望反应之间的差异。F 为在某剂量下的实际死亡率, p 为此剂量下的期

望死亡率, $q=1-p$, n 为在此剂量下总的测试虫数 (90 头), r 为剂量的组数 (本试验 $r=10$), 若 F_2 代实际 χ^2 值与期望 χ^2 值之间存在差异, 表明实际情况与期望假设不同, 为多基因遗传, 相反, 则为单基因遗传。

2 结果与分析

2.1 巴氏新小绥螨溴氰菊酯抗性品系选育

应用溴氰菊酯对巴氏新小绥螨抗药性选育的

结果见表 1 和表 2。根据实验室原始敏感种群 (SS) 的毒力测定结果, 选定其亚致死剂量 0.14 mg/L 作为巴氏新小绥螨抗性选育的初始浓度, 在该浓度溴氰菊酯药剂的选育下, 巴氏新小绥螨 24 h 死亡率在 79.01%-61.22%之间, 之后的每一代筛选, 所用药剂浓度均将巴氏新小绥螨的死亡率控制在 52.11%-86.32%之间, 经过 30 代选育, 选育药剂浓度最终上升至 30 mg/L, 溴氰菊酯对巴氏新小绥螨的 LC_{50} 值由 0.32 mg/L 提高到了 72.44 mg/L, 抗药性倍数为 226.38 倍。

表 1 巴氏新小绥螨对溴氰菊酯抗性品系的选育
Table 1 The selection of *Neoseiulus barkeri* resistance selected by deltamethrin

选育代数 Selection generation	药剂浓度 (mg/L) Deltamethrin concentration	浓度提高倍数 Increased times of deltamethrin concentration	24 h 死亡率 (%) Mortality after 24 h treatment
F_5	0.14	1.00	79.01-61.22
F_3	0.50	3.57	72.43-57.91
F_6	0.70	5.00	83.52-63.43
F_9	2.00	14.28	83.20-52.11
F_{12}	4.00	28.57	86.32-65.34
F_{15}	5.00	35.71	70.36-65.81
F_{18}	8.00	57.14	78.26-57.68
F_{21}	10.00	71.43	84.21-62.16
F_{24}	17.00	121.43	80.19-59.13
F_{27}	24.00	171.42	75.11-56.38
F_{30}	30.00	214.29	75.39-60.15

F_S 为巴氏新小绥螨敏感品系; F_n 为巴氏新小绥螨连续选育的抗性品系; n 表示选育代数。
 F_S represents deltamethrin-sensitive strains of *N. barkeri*; F_n represents deltamethrin-resistance strains of *N.barkeri*; n is the number of selection generation.

2.2 巴氏新小绥螨不同种群毒力测定

为不同种群的巴氏新小绥螨毒力测定结果见表 2。结果显示, 巴氏新小绥螨杂交 F_1 代和回交 F_2 代的致死中浓度 LC_{50} 值 (52.48、39.81、19.20、24.55 mg/L) 均小于抗性品系 (RR) (72.44 mg/L), 但却远远大于敏感品系 (SS) (0.32 mg/L)。这说明尽管抗性品系与敏感品系杂交后代 F_1 代和回交 F_2 代抗性水平明显降低, 但相较于敏感品系, 仍存在不同程度的抗性。图 1 显示, F_1 代的 RS 和 SR 两个杂交种群的毒力回归线介于敏感品系和抗性品系之间, 并且偏向于抗性品系, 进

一步说明亲本 SS 和抗性 RR 杂交后代对药剂的敏感性上升, 抗性基因频率下降。RR 和 SS 品系的 b 值分别为 1.995 5 和 2.151 6, 二者十分接近, 且 RR 和 SS 的 LC-P 线趋于平行, 表明 RR 和 SS 两个品系基本已为纯品系 (图 1)。

2.3 显性度分析

根据显性度测定公式 (1) 计算得到 F_{1SR} 的显性度 D_{SR} 值为 0.893 8, F_{1RS} 的显性度 D_{RS} 值为 0.761 7, 二者均在 $0 < D < 1$ 范围内, 表明巴氏新小绥螨对溴氰菊酯的抗性基因为不完全显性遗传。

表 2 巴氏新小绶螨不同种群毒力测定
Table 2 Toxicity determination of different strains of *Neoseiulus barkeri*

品系 Strain	回归方程 LC-P equation	相关系数 <i>r</i> Correlation efficient	LC ₅₀ (mg/L) 95% confidence limits	抗性倍数 (RL) Resistance index	显性度 (95%置信限) <i>D</i> ^a (95% CI)
SS	<i>y</i> =2.151 6 <i>x</i> +6.606 7	0.975 3	0.32 (0.26-0.39)	1.00	—
RR	<i>y</i> =1.995 5 <i>x</i> +1.286 1	0.989 4	72.44 (63.12-78.68)	226.38	—
F _{1SR} (SS♀×RR♂)	<i>y</i> =1.722 2 <i>x</i> +2.033 4	0.993 7	52.48 (47.52-60.23)	164.00	0.893 8 (0.816 4, 0.971 2)
F _{1RS} (RR♀×SS♂)	<i>y</i> =1.461 9 <i>x</i> +2.733 4	0.984 7	39.81 (33.45-45.10)	124.41	0.761 7 (0.663 7, 0.859 7)
BC' (F _{1SR} ♀×SS♂)	<i>y</i> =1.132 3 <i>x</i> +3.671 6	0.942 6	19.20 (14.00-25.89)	60.00	—
BC (F _{1RS} ♀×RR♂)	<i>y</i> =1.885 5 <i>x</i> +2.381 7	0.985 2	24.55 (19.14-30.75)	76.72	—

a 为显性度值; *x* 为药剂剂量对数值; *y* 为死亡率几率值; LC₅₀ 为致死中浓度值; SS 为巴氏新小绶螨敏感品系; RR 为巴氏新小绶螨抗药性品系; F_{1SR} 为巴氏新小绶螨敏感品系作为雌性与巴氏新小绶螨抗性品系作为雄性进行杂交的种群; F_{1RS} 为巴氏新小绶螨抗性品系作为雌性与巴氏新小绶螨敏感品系作为雄性进行杂交的种群; BC 为 F_{1RS} 作为雌性与 RR 作为雄性进行杂交的种群; BC' 为 F_{1SR} 作为雌性与 SS 作为雄性进行杂交的种群。
a means the degree of dominance; *x* means the dosage logarithm of pesticide; *y* means the mortality probability value; LC₅₀ is median lethal concentration; SS means the susceptible strains of *Neoseiulus barkeri*; RR means the deltamethrin-resistance strains of *Neoseiulus barkeri*; F_{1SR} is a hybrid population of a susceptible female and resistant male strain of *Neoseiulus barkeri*; F_{1RS} is a hybrid population of a resistant female and susceptible male strain of *Neoseiulus barkeri*; BC means a hybrid population of F_{1RS} female and RR male strain of *Neoseiulus barkeri*; BC' means a hybrid population of F_{1SR} female and SS male strain of *Neoseiulus barkeri*.

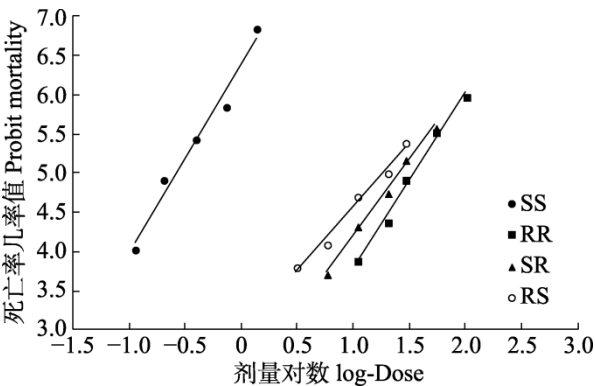


图 1 巴氏新小绶螨亲代 SS、抗溴氰菊酯 RR 和杂交 F₁ 代 SR 及 RS 的 LD-P 线

Fig. 1 LD-P lines of SS, RR and hybridization F₁ in *Neoseiulus barkeri*

SS 为巴氏新小绶螨敏感品系; RR 为巴氏新小绶螨抗药性品系; SR 为巴氏新小绶螨敏感品系作为雌性与巴氏新小绶螨抗性品系作为雄性进行杂交的种群; RS 为巴氏新小绶螨抗药性品系作为雌性与巴氏新小绶螨敏感品系进行杂交的种群。
SS means the susceptible strains of *Neoseiulus barkeri*; RR means the deltamethrin-resistance strains of *Neoseiulus barkeri*; SR is a hybrid population of a susceptible female and resistant male strain of *Neoseiulus barkeri*; RS is a hybrid population of a resistant female and susceptible male strain of *Neoseiulus barkeri*.

2.4 母系遗传分析

显性度方差公式计算结果显示, *V_{ar}* (*D_{RS}*) 值为 0.002 4, *V_{ar}* (*D_{SR}*) 值为 0.001 5, 再根据 *SE* = $\sqrt{V_{ar}(D)}$, 计算得 *SE_{RS}* = $\sqrt{0.002\ 4}$ = 0.049 0, *SE_{SR}* = $\sqrt{0.001\ 5}$ = 0.038 7。应用 *D* ± 2*SE* 计算获得 *D* 值的 95% 置信限见表 2, 二者之间有重叠, 表明杂交 F₁ 代 RS 和 SR 两个品系之间没有显著性差异, 说明抗性基因在常染色体上, 母系效应影响较小。

2.5 单基因或多基因遗传的确定

图 2 和图 3 为 F₂ 代剂量-实际、期望反应 LD-P 线, 由图 2 和图 3 中可以看出, 无论是 BC (F_{1RS}♀ × RR♂) 还是 BC' (F_{1SR}♀ × SS♂) 的实际曲线和期望曲线 (BC-E 和 BC'-E) 均存在明显的分离, 说明实际反应 LD-P 线和期望 LD-P 线存在差异, 初步判断巴氏新小绶螨对溴氰菊酯的抗性遗传为多基因遗传。因计算所得实际观测卡方值 (χ^2) 明显大于期望卡方值 (表 3), 进一步证明巴氏新小绶螨对溴氰菊酯的抗药性为多基因控制的。

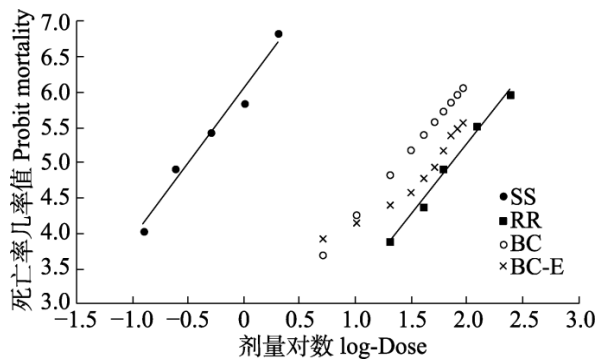


图2 巴氏新小绥螨抗性、敏感及回交后代 BC ($F_{1RS}\text{♀}\times\text{RR}\text{♂}$) 实际剂量和 BC-E 期望剂量反应曲线
Fig. 2 Log concentration-probit mortality line of actual mortality BC ($F_{1RS}\text{♀}\times\text{RR}\text{♂}$) and expected mortality BC-E for backcross BC of *Neoseiulus barkeri*

SS 为巴氏新小绥螨敏感品系；RR 为巴氏新小绥螨抗药性品系；SR 为巴氏新小绥螨敏感品系作为雌性与巴氏新小绥螨抗性品系作为雄性进行杂交的种群；BC 为 F_{1RS} 作为雌性与 RR 作为雄性进行杂交的种群；BC-E 为 F_{1RS} 作为雌性与 RR 作为雄性进行杂交的期望种群。

SS means the susceptible strains of *Neoseiulus barkeri*; RR means the deltamethrin- resistance strains of *Neoseiulus barkeri*; BC means a hybrid population of F_{1RS} female and RR male strain of *Neoseiulus barkeri*; BC-E means a expected hybrid population of F_{1RS} female and RR male strain of *Neoseiulus barkeri*.

表3 回交 F_2 代观测值与期望值卡方测验
Table 3 The chi-square (χ^2) analysis for back-cross observed and back-cross anticipant

回交 F_2 代	期望卡方值	实际卡方值	自由度
Back-cross progeny	Anticipant χ^2	Observed χ^2	df
$\text{BC}_1 (F_{1RS}\text{♀}\times\text{RR}\text{♂})$	15.51	49.08*	8
$\text{BC}'_1 (F_{1SR}\text{♀}\times\text{SS}\text{♂})$	15.51	136.39*	8

*表示在 0.05 水平差异显著 (t -测验)。

* indicates significant difference at 0.05 level by t -test.

3 讨论

本研究应用溴氰菊酯对巴氏新小绥螨连续筛选了 30 代，药剂筛选浓度从 0.14 mg/L 上升至 30 mg/L，所获得的巴氏新小绥螨抗药性是敏感种群的 226.38 倍，根据图 1 所示 RR 和 SS 的 LD-P 线基本平行且其截距值接近，证明巴氏新小绥螨的两个种群已是纯品。黄明度等 (1987) 应用亚胺硫磷对尼氏钝绥螨敏感种群筛选了 33

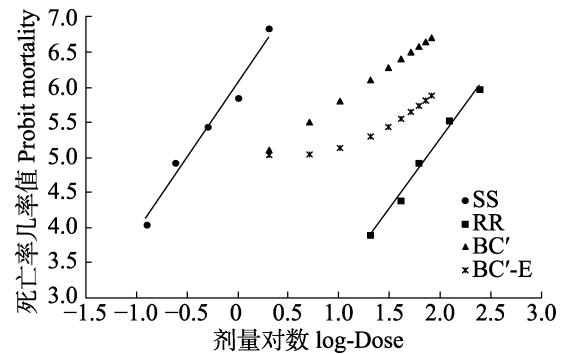


图3 巴氏新小绥螨抗性、敏感及回交后代 BC' ($F_{1SR}\text{♀}\times\text{SS}\text{♂}$) 实际剂量和 BC'-E 期望剂量反应曲线
Fig. 3 Log concentration-probit mortality line of actual mortality BC' and expected mortality BC'-E for backcross BC' of *Neoseiulus barkeri*

SS 为巴氏新小绥螨敏感品系；RR 为巴氏新小绥螨抗药性品系；SR 为巴氏新小绥螨敏感品系作为雌性与巴氏新小绥螨抗性品系作为雄性进行杂交的种群；BC' 为 F_{1SR} 作为雌性与 SS 作为雄性进行杂交的种群；BC'-E 为 F_{1SR} 作为雌性与 SS 作为雄性进行杂交的期望种群。

SS means the susceptible strains of *Neoseiulus barkeri*; RR means the deltamethrin- resistance strains of *Neoseiulus barkeri*; BC' means a hybrid population of F_{1SR} female and RR male strain of *Neoseiulus barkeri*; BC'-E means a expected hybrid population of F_{1SR} female and RR male strain of *Neoseiulus barkeri*.

代，S 和 R 品系的 b 值分别为 2.59 和 2.50，获得了抗药性倍数为 18.9 的纯品系。由此可见，巴氏新小绥螨对溴氰菊酯产生抗药性的速度较尼氏钝绥螨对亚胺硫磷快，这可能与抗药性遗传方式密切相关。

近年来，对螨类抗药性遗传方式研究很多，但不同种类的螨对不同的杀虫、杀螨剂的抗药性遗传方式不同。Roush 和 McKenzie (1987) 研究发现，在抗性种群中，单基因遗传比多基因遗传更稳定，显性遗传相较于隐性遗传抗性更易发展，因为后代即使不是纯合子，也会表现抗性。但是，单基因遗传，往往抗性谱较窄，多基因控制在抗性发展前期阶段演化较慢，但其抗性谱很宽，且抗性一旦形成则将迅速发展 (宋丽雯等, 2019)。Feng 等 (2018) 应用丁氟螨酯对朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 进行了 104 代筛选，其抗性品系相对于敏感品系只产生了 104.7 倍的抗药性，抗药性发展比较缓慢，这与该螨不完全隐性多基因遗传方式密切相关，这种遗传方式还

使该螨对哒螨灵、阿维菌素、甲氰菊酯、克螨特等多个种类的药剂产生了广谱的交互抗性。宋丽雯等(2019)筛选的截形叶螨 *Tetranychus truncates* 阿维·哒螨灵抗性品系和巴西的博尼托和布日奥两个地区的二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 阿维菌素高抗品系(Ferreira *et al.*, 2015), 抗药性遗传方式均为多基因遗传, 因此两种抗药性品系都表现出抗性谱宽, 抗药性形成慢, 抗药性形成后抗性发展迅速的特点。随着田间捕食螨与化学药剂广泛联合应用, 对捕食螨的抗药性及其遗传方式研究也逐渐被重视起来。研究发现, 智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis* 对乙螨唑(Salman *et al.*, 2015)的抗药性遗传方式是中等显性多基因遗传。加州新小绥螨 *Neoseiulus californicus* 对螺虫酯的抗性遗传方式是中等显性单基因遗传(Salman and Ay, 2014), 因两个抗药性品系均为中等显性遗传, 所以表现出药剂筛选后, 抗药性形成速度快的特点, 其中智利小植绥螨乙螨唑抗性品系只筛选了6代, 抗药性便达到了111.63倍。加州新小绥螨螺虫酯抗性品系筛选了13代, 抗性达到52.08倍。同时, 智利新小绥螨乙螨唑抗药性品系为多基因遗传, 因此它对多个种类药剂如多杀菌素、啉虫脒、茚虫威等产生了较广泛的交互抗性, 而加州新小绥螨螺虫酯抗药性品系为单基因遗传, 仅对乙螨唑、克螨特和密灭汀等杀螨剂产生了低水平交互抗性。本文通过对巴氏新小绥螨抗、敏品系正反交显性度值以及亲本与F₁代和F₂代的LD-P线测定, 证明了巴氏新小绥螨对溴氰菊酯的抗性遗传方式为不完全显性的多基因遗传。在抗药性筛选过程中, F_s到F₆代, 抗药性发展十分缓慢, 从F₉代开始, 抗性选育使用的药剂浓度不断翻倍增长, 抗性水平迅速发展, 这与其不完全显性多基因的遗传方式密切相关。因此, 巴氏新小绥螨对溴氰菊酯的抗药性遗传方式, 更有利于抗药性发展和对田间其他药剂产生交互抗性, 对未来田间与各类杀虫(螨)剂共同防治害虫(螨)有着广泛的应用前景。

很多学者报道害虫(螨)属于常染色体遗传抗性(Devine *et al.*, 2001; Sato *et al.*, 2004), 但Stumpf和Nauen(2001)观察发现二斑叶螨对吡啶苄酯和苯吡肟酯的抗药性遗传中有母体效应,

这可能与药剂的作用靶标部位基因发生突变密切相关。Van Pottelberge等(2009)报道, 二斑叶螨对线粒体电子传递抑制剂(METI杀螨剂)抗性的产生是非母体遗传的。但Schuler和Casida等(2001)报道, METI抑制剂控制作用结合位点ND1和ND5的突变可能是导致二斑叶螨对METI产生母体遗传的主要原因。本文研究的巴氏新小绥螨对溴氰菊酯抗性遗传几乎不受母系遗传影响, 可能因为其抗性水平比较低, 还没有引起靶标基因突变。

害虫害螨抗药性的产生是害虫防治中杀虫剂不当使用的结果, 其抗药性遗传方式的研究, 将为新型杀螨剂的研发及应用提供基础。而植绥螨抗药性的筛选及抗药性遗传方式的研究, 对于害虫害螨的防治是极其有益的, 在害虫综合治理中, 可以以其遗传方式为基础, 大量培育抗药性植绥螨, 释放到田间, 减少化学用药的同时, 提高害虫(螨)的防治效果, 具有非常重要的实践应用价值。

参考文献 (References)

- Busvine JR, 1980. Recommended Methods for Measurement of Pest Resistance to Pesticides. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 49–54.
- Chen X, Zhang YX, Ji J, Lin JZ, 2011. Selection for avermectin resistance and resistance stability in *Neoseiulus cucumeris*. *Fujian Journal of Agricultural Science*, 26(5): 793–797. [陈霞, 张艳璇, 季洁, 林坚贞, 2011. 胡瓜钝绥螨抗阿维菌素品系的筛选及抗性稳定性分析. 福建农业学报, 26(5): 793–797.]
- Croft BA, Brown AWA, Hoying SA, 1976. Organophosphorus-resistance and its inheritance in the predaceous mite *Amblyseius fallacis*. *Journal of Economic Entomology*, 69(1): 64–68.
- Devine GJ, Barber M, Denholm I, 2001. Incidence and inheritance of resistance to METI-acaricides in European strains of the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) (Acari: Tetranychidae). *Pest Management Science*, 57(5): 443–448.
- Ferreira CBS, Andrade FHN, Rodrigues ARS, Siqueira HAA, Gondim Jr MGC, 2015. Resistance in field populations of *Tetranychus urticae* to acaricides and characterization of the inheritance of abamectin resistance. *Crop Protection*, 67: 77–83.
- Feng KY, Wen X, He XL, Wei P, Shi L, Yang YW, He L, 2018. Resistant inheritance and cross-resistance of cyflumetofen in *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 148: 28–33.

- Georgiou GP, Garber MJ, 1965. Studies on the inheritance of carbamate-resistance in the housefly (*Musca Ddomestica*). *Bulletin of the World Health Organization*, 32(2): 181.
- Hoy MA, 1979. Parahaploidy of the arrhenotokous predator, *Metaseiulus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae) demonstrated by X-irradiation of males. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 26(1): 97–104.
- Hou DY, Cong L, Chen F, Yang JS, Zhou HN, Cheng LY, Yu SJ, Lei S, Liu HQ, Ran C, 2020. Biological characteristics of a fenpropathrin-resistant strain of *Neoseiulus barkeri* including cross-resistance to commonly used pesticides in orange orchards. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(3): 690–699. [侯栋元, 丛林, 陈飞, 杨娟生, 周浩楠, 成禄艳, 于士将, 雷双, 刘浩强, 冉春, 2020. 巴氏新小绥螨甲氧菊酯抗性品系生物学特性及其对常用药剂的交互抗性. 应用昆虫学报, 57(3): 690–699.]
- Huang MD, Xiong JJ, Du TY, 1987. The selection for genetical analysis of phosmet resistance in *Amblyseius nicholsi*. *Acta Entomologica Sinica*, 30(2): 133–139. [黄明度, 熊锦君, 杜桐源, 1987. 尼氏钝绥螨抗亚胺硫磷品系的筛选及遗传分析. 昆虫学报, 30(2): 133–139.]
- Ke LS, Yang YY, Xin JL, 1990. Selection for genetic analysis of dimethoate resistance in *Amblyseius pseudolongispinosus* (Acarina: Phytoseiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 33(4): 393–397. [柯励生, 杨琰云, 忻介六, 1990. 拟长毛钝绥螨抗乐果品系的筛选及遗传分析. 昆虫学报, 33(4): 393–397.]
- Lehmann MM, 1966. Testing Statistical Hypothesis. New York: Wiley. 273–278.
- Mário ES, Miyata T, Kawai A, Nakano O, 2001. Methidathion resistance mechanisms in *Amblyseius womersleyi* Schicha (Acarina: Phytoseiidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 69(1): 1–12.
- Mário ES, Miyata T, Kawai A, 2006. Monooxygenase activity in methidathion resistant and susceptible populations of *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 39(1): 13–24.
- Petrushov AZ, 1992. Pyrethroid resistance in the predacious mite *Amblyseius barkeri*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 22(3): 471–473.
- Roush RT, Plapp FW, 1982. Biochemical genetics of resistance to aryl carbamate insecticides in the predaceous mite, *Metaseiulus occidentalis*. *Journal of Economic Entomology*, 75(2): 304–307.
- Roush RT, Hoy MA, 1978. Relative toxicity of permethrin to a predator, *Metaseiulus occidentalis* and its prey, *Tetranychus urticae*. *Environmental Entomology*, 7(2): 287–288.
- Roush RT, Hoy MA, 1980. Selection improves sevin resistance in spider mite predator. *California Agriculture*, 34(1): 11–14.
- Roush RT, McKenzie JA, 1987. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annual Review of Entomology*, 32(32): 361–380.
- Salman SY, Aydinli F, Ay R, 2015. Etoxazole resistance in predatory mite *Phytoseiulus persimilis* A.H. (Acari: Phytoseiidae): Cross-resistance, inheritance and biochemical resistance mechanisms. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 122: 96–102.
- Salman SY, Ay R, 2014. Determination of the inheritance, cross-resistance and detoxifying enzyme levels of a laboratory-selected, spiromesifen resistant population of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Pest Management Science*, 70(5): 819–826.
- Sato ME, Miyata T, Da Silva M, Raga A, De Souza Filho MF, 2004. Selections for fenpyroximate resistance and susceptibility, and inheritance, cross-resistance and stability of fenpyroximate resistance in *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Applied Entomology and Zoology*, 39(2): 293–302.
- Schuler F, Casida JE, 2001. The insecticide target in the PSST subunit of complex I. *Pest Management Science*, 57(10): 932–940.
- Sokal RR, Rohlf FJ, 1995. Biometry. Third edition. New York: Freeman and Company. 150–168.
- Song LW, Li WZ, Guo HR, Wang SS, Shen HM, 2019. Inheritance of resistance to abamectin+ pyridaben in *Tetranychus truncatus* Ehara. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(1): 150–154. [宋丽雯, 李维真, 郭鸿儒, 王森山, 沈慧敏, 2019. 截形叶螨对阿维·哒螨灵的抗性遗传方式研究. 应用昆虫学报, 56(1): 150–154.]
- Stone BF, 1968. A formula for determining degree of dominance in cases of monofactorial inheritance of resistance to chemicals. *Bulletin of the World Health Organisation*, 38(38): 325–326.
- Stumpf N, Nauen R, 2001. Cross-resistance, inheritance and biochemistry of METI-acaricide resistance in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economical Entomology*, 94(6): 1577–1583.
- Tian CB, Li YY, Wang X, Fan WH, Wang G, Liang JY, Wang ZY, Liu H, 2019. Effects of UV-B radiation on the survival, egg hatchability and transcript expression of antioxidant enzymes in a high-temperature adapted strain of *Neoseiulus barkeri*. *Experimental and Applied Acarology*, 77(4): 527–543.
- Van Pottelberge S, Van Leeuwen T, Nauen R, Tirry L, 2009. Resistance mechanisms to mitochondrial electron transport inhibitors in a field-collected strain of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Bulletin of Entomological Research*, 99(1): 23–31.
- Wang ZY, Wang WF, Miao SY, Lu YJ, 2021. Progress in research on the relative fitness of insecticide-resistant insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(3): 487–496. [王争艳, 王文芳, 苗世远, 鲁玉杰, 2021. 抗性昆虫相对适合度的研究进展. 应用昆虫学报, 58(3): 487–496.]
- Yang H, Jiang HT, He HG, 2020. Progress on the effects of pesticides on the predatory natural enemies. *Journal of Biosafety*, 29(1): 1–7. [杨慧, 蒋皓天, 何恒果, 2020. 农药对捕食性天敌的影响研究进展. 生物安全学报, 29(1): 1–7.]