

嗜卷书虱抗气性和抗药性品系 选育及抗性风险分析

丁伟 王进军 赵志模 张永强 陶卉英

(西南大学植物保护学院, 重庆 400716)

摘要:嗜卷书虱 *Liposcelis bostrychophila* Badonnel 是一种发生在储粮环境中的重要害虫,其抗性为题十分突出。在实验室条件下,采用高 CO₂ (35% CO₂、21% O₂、44% N₂)、低 O₂ + 高 CO₂ (35% CO₂、1% O₂、64% N₂)、DDVP 和 PH₃ 等 4 种不同的处理,对嗜卷书虱连续处理 20 代,每代处理 2 次,每次处理保持对成虫死亡率 35% 的选择压力,得到了 4 个不同的抗性品系 HCO₂-R、HCLO-R、DDVP-R 和 PH₃-R,抗性指数分别为 3.3、5.2、10.2 和 4.5。经过对抗性发展趋势的分析,嗜卷书虱对这几种环境胁迫都有一定的抗性潜力。对抗性品系的现实遗传力 (h^2) 进行分析,其 h^2 分别为 0.388、0.155、0.341 和 0.594。抗性风险评估结果表明,分别采用高 CO₂、低 O₂ + 高 CO₂、DDVP 和 PH₃ 处理,在 50% 的选择压力下,抗性增加 10 倍所需的代数分别为 62.30、44.17、26.46 和 38.48 代;而在 90% 的选择压力下,抗性增加 10 倍所需的代数分别为 28.11、20.08、11.98 和 17.39 代。因此对于采用气调处理,嗜卷书虱对低 O₂ + 高 CO₂ 处理的抗性风险比用高 CO₂ 处理大,而采用药剂处理,嗜卷书虱对 DDVP 的抗性风险要比 PH₃ 处理大。

关键词:嗜卷书虱; 气调处理; 熏蒸剂; 现实遗传力; 抗性风险评估

Selection of resistance to controlled atmospheres and insecticides and risk assessment of resistance of *Liposcelis bostrychophila* Badonnel (Psocoptera: Liposcelididae)

DING Wei WANG Jin-jun ZHAO Zhi-mo ZHANG Yong-qiang TAO Hui-ying

(College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China)

Abstract: The book louse, *Liposcelis bostrychophila* Badonnel, is an important stored insect pest. The key issue is the development of resistance to insecticides and controlled atmospheres. In order to assess the risk of resistance of *Liposcelis bostrychophila* to controlled atmospheres (CAs) and insecticides, the booklice were exposed to the conditions with high concentration of carbon dioxide (hypercarbia: 35% CO₂, 21% O₂, 44% N₂), low oxygen and high carbon dioxide (hypoxia with hypercarbia: 35% CO₂, 1% O₂, 64% N₂), and insecticides (DDVP and PH₃) respectively for 20 generations at the selection pressure of 35% adult mortality, twice selection for per generation. After 2 years' (2000–2001) selection, four resistant strains (R), HCO₂-R tolerant to hypercarbia, HCLO-R tolerant to hypoxia and hypercarbia, DDVP-R and PH₃-R resistant to DDVP and PH₃, were obtained in laboratory. The resistance factor (RF) values were 3.3, 5.2, 4.5 and 10.2, respectively. Analytical results of the developing strand about the different resistance strains showed that *L. bostrychophila* had genetic potential to develop resist-

基金项目:国家自然科学基金(30570231)和霍英东教育基金(71022)资助项目

作者简介:丁伟,男,1966年生,教授,从事昆虫毒理及天然产物农药的研究, email: dingw@swau.edu.cn

收稿日期:2004-09-20

万方数据

ance. The h^2 of the 4 resistant strains, $\text{HCO}_2\text{-R}$, HClO-R , DDVP-R and $\text{PH}_3\text{-R}$ were 0.388, 0.155, 0.341 and 0.594, respectively. The results of risk assessment of resistance showed, to achieve 10-fold resistance at the selection pressure of 50% and 90% mortality, it takes 62.30 and 28.10 generations for hypercarbia-exposure, 44.17 and 20.08 generations for hypoxia with hypercarbia-exposure, 26.46 and 11.98 generations for DDVP-exposure, and 38.48 and 17.39 generations for PH_3 -exposure, respectively. For the two CA-exposure strains, the resistance risk of HClO-R was higher than $\text{HCO}_2\text{-R}$; for the two insecticide-resistant strains, the resistance risk of DDVP-R was much higher.

Key words: *Liposcelis bostrychophila*; controlled atmosphere; fumigant; realized heritability; risk assessment

在储藏物害虫中,目前已知有 18 种鞘翅目害虫,7 种鳞翅目害虫和 6 种螨类对 87 种杀虫剂和 12 种熏蒸剂产生了抗性^[1]。储粮害虫对化学药剂特别是熏蒸剂抗性的产生与发展已经导致熏蒸剂使用的危机,目前寻找新的熏蒸剂已成为储粮害虫控制中的一个重要课题^[2]。随着气调技术在储藏物害虫防治中的应用,气调环境胁迫同样会诱发害虫产生抗性^[3]。Banks 等^[4]首先提出了仓储害虫对气调产生抗性的可能性。Bond 等^[5]认为仓储害虫对气调产生的抗性与其具有一定的基因潜力有关。许多研究表明,在实验室条件下,也可以筛选出仓储害虫的抗气性品系^[6-8]。但是,有关熏蒸剂和气调抗性品系的选育过程以及抗性种群的现实遗传力等方面的研究报道很少。嗜卷书虱是一种重要的储藏物害虫,目前已成为“双低”(低氧、低药剂)和“三低”(低氧、低药剂、低温)储粮中的害虫优势种群^[3],这表明它对气调和药剂有一定的适应机制和抗性潜力。作者分别在高 CO_2 、低 O_2 + 高 CO_2 ,以及 DDVP 和 PH_3 等气调和药剂的胁迫下,对嗜卷书虱进行处理,以考察该虫在气调和药剂胁迫下抗性的形成过程,以及不同胁迫所形成的抗性品系间的差异,同时对嗜卷书虱所形成的不同抗性品系的抗性风险进行评估,旨在探明不同的环境胁迫对嗜卷书虱抗性形成的影响以及营孤雌生殖嗜卷书虱抗性遗传的特点,为研究储藏物害虫抗药性和抗气性机理以及进行害虫的抗性治理提供依据。

1 材料与方法

1.1 试虫及饲养条件

嗜卷书虱 1990 年采自西南大学应用昆虫与螨类生态研究室的模拟粮仓中,并在实验室 $27 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、75% ~ 80% RH、不予光照条件下以全麦粉、酵母粉、脱脂奶粉为原料的混合饲料饲养多代获得

的品系。参照 Leong 等^[9]和丁伟等^[10]的饲养方法,在饲养过程中,培养条件稳定,没有接触任何化学农药,将该品系视为敏感品系(S)。

1.2 气调环境及供试药剂

1.2.1 气调设备和气体选择

气调设备采用西南大学应用昆虫及螨类生态研究室设计组装的气体浓度控制仪。 O_2 、 N_2 、 CO_2 气体分别贮存于钢瓶中(气体纯度分别为 $\text{O}_2 > 99.2\%$ 、 $\text{N}_2 > 99.9\%$ 、 $\text{CO}_2 > 99.0\%$)。参照吴仕源等^[11]的方法,以 N_2 作为平衡气体,按实验设计调节 N_2 、 CO_2 、 O_2 的流量。充气 0.5 h 后,实验容器中的浓度即达到调节要求,用止水夹封住胶管,开始记时。所用饲虫容器为 1000 mL 的广口瓶。光照培养箱控制温度分别为 $27 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 和 75% ~ 80% RH。

1.2.2 供试药剂

80% DDVP(敌敌畏)乳油,湖北沙隆达农药股份有限公司生产;56% 的磷化铝片剂,山东济宁化工厂生产。磷化铝片剂在水分的作用下产生 PH_3 气体,发生的气体收集在密闭的集气瓶中,用硝酸银处理过的硅胶管检测含量后,用微量注射器(规格 50 μL)移出所需的气体量供试。

1.3 选育方法

首先,从敏感品系中分出部分嗜卷书虱,待种群繁殖扩大后,分为五部分:第一部分采用高 CO_2 气调环境,气体组分为 35% CO_2 、21% O_2 和 44% N_2 ,选育出的品系简称为 $\text{HCO}_2\text{-R}$;第二部分采用低 O_2 + 高 CO_2 环境,气体组分为 1% O_2 、35% CO_2 、64% N_2 ,选育出的品系简称为 HClO-R ;第三部分采用 DDVP 熏蒸处理,选育出的品系简称为 DDVP-R;第四部分采用 PH_3 熏蒸处理,选育出的品系简称为 $\text{PH}_3\text{-R}$;第五部分不作任何处理,作为敏感品系,简称为 S。在选育前,测定不同处理的敏感基线。各品系每 15 天选育 1 次,每代选育 2 次,选育 20 代,每次的选择压

力保持在成虫死亡率为 35% 左右。

1.4 生物测定

1.4.1 抗高 CO₂ 品系的生物测定

各品系分别在选育前和选育开始后每处理 5 次,进行生物测定,求出不同处理条件下的校正死亡率,采用概率值分析法对气调处理求 LT₅₀,对熏蒸剂处理求 LC₅₀。以抗性品系的 LT₅₀或 LC₅₀与敏感品系的 LT₅₀或 LC₅₀之比作为抗性指数。将羽化后 5 天左右的嗜卷书虱成虫 30 头装入直径 2.5 cm、高 1.0 cm 的塑料盒中,盒盖用 160 目的尼龙丝网做成,塑料盒悬挂于 1000 mL 的广口瓶中间,用 NaCl 溶液调节相对湿度至 75%~80%。在 27±0.5℃条件下,用气调设备对广口瓶充气,气调条件为 35% CO₂、21% O₂ 和 44% N₂,充气时间为 30 min,每处理共设 7~9 个广口瓶,各充气瓶打开瓶盖的时间以试虫的死亡率在 10%~90% 之间为宜。以未进行气调处理者为对照,每处理重复 3 次。处理后,试虫在 27±0.5℃, 75%~80% RH 的自然大气条件下饲养 24 h 后,镜检死亡数。检查时以小毛笔轻轻触动虫体,无反应者视为死亡。

1.4.2 抗低 O₂ + 高 CO₂ 品系的生物测定

生物测定在 35% CO₂、1% O₂ 和 64% N₂ 的气调条件下进行,控制密封时间,测定方法同 1.4.1。

1.4.3 抗 DDVP 品系的生物测定

测定条件和试虫数量同 1.4.1。将塑料养虫盒放入空广口瓶中,在瓶盖下面挂一滤纸条(长×宽为 3 cm×1 cm),用微量移液器在上面滴加一定量 DDVP 的丙酮溶液,挥发 2 min 后封严瓶盖,24 h 后开瓶,取出塑料养虫盒,放在自然大气条件下,24 h 后检查死虫数,死亡标准同 1.4.1。

1.4.4 抗 PH₃ 品系的生物测定

测定条件和试虫数量同 1.4.1。施药方法是采用微量注射器(规格 50 μL 或 100 μL),分别吸取一定浓度的 PH₃,注入测试瓶中,然后用止水夹将瓶塞上的乳胶管夹住,密闭 24 h 后,取出塑料养虫盒,放在自然大气条件下,24 h 后检查死虫数,死亡标准同上。

2 结果与分析

2.1 嗜卷书虱不同抗性品系的选育结果

采用 DDVP 和 PH₃ 熏蒸处理以及采用气调处理,在实验室条件下选育 20 代,获得嗜卷书虱 4 个不同的抗性品系,选育结果见表 1。

从表 1 可以看出,嗜卷书虱在不同的气调和药剂处理下,同样的选育次数会造成明显不同的选育结果。经过 20 代的选育,HCO₂-R、HClO-R、DDVP-R 和 PH₃-R 的抗性指数分别为 3.3、5.2、10.2 和 4.5。经有机磷杀虫剂 DDVP 选育的抗性品系抗性指数最高,而高 CO₂ 选育的品系,抗性指数较低。通常,农业害虫对于杀虫剂的处理,当抗性指数达到 5 倍以上时,即表明产生了抗性^[12]。但对于气调和熏蒸剂处理,抗性指数达到多少才算产生了抗性,目前还没有具体指标。气调处理这一致死方式,是通过影响昆虫的呼吸代谢进而影响到昆虫生理生化的多个方面,抗性增长 1 倍,就意味着处理时间的加倍,而昆虫要发展出忍耐加倍致死时间的长度,其体内的代谢变化要比化学农药的情况复杂得多^[13]。根据本研究 20 代抗性筛选的结果,我们认为,对于用 LT₅₀表示的抗性指数只要明显大于 1,且用诊断剂量判断超过 30% 的抗性个体,即可认为该品系已经产

表 1 嗜卷书虱对气调和药剂抗性品系的选育结果
Table 1 Results of the selection with DDVP, PH₃, HClO and HCO₂ by *L. bostrychophila*

品系 Strains	选育次数 Selected times	毒力回归线 LC (LT) -P line	LC ₅₀ or LT ₅₀ ± SE	单位 Unit	抗性指数 RF
HCO ₂ -S	0	-10.859 + 16.251x	9.460 ± 0.067	h	—
HCO ₂ -R	45	-28.116 + 22.249x	30.790 ± 0.158	h	3.3
HClO-S	0	0.746 + 6.574x	4.436 ± 0.074	h	—
HClO-R	45	0.208 + 3.508x	23.236 ± 0.756	h	5.2
DDVP-S	0	9.004 + 6.822x	0.259 ± 0.005	10 ⁻⁴ mg L ⁻¹	—
DDVP-R	45	1.821 + 7.530x	2.644 ± 0.047	10 ⁻⁴ mg L ⁻¹	10.2
PH ₃ -S	0	-9.827 + 11.321x	10.202 ± 0.112	μg L ⁻¹	—
PH ₃ -R	45	-22.621 + 14.066x	45.994 ± 0.416	μg L ⁻¹	4.5

注:S:敏感品系;R:选育品系。Note: S: susceptible strain; R: selected strain; RF: resistance factor; LC₅₀ or LT₅₀: the exposure concentration to achieve 50% mortality.

生了抗性。同样,昆虫对熏蒸剂是否产生抗性也可以此标准来判断。

2.2 不同抗性品系抗性增长情况的比较

不同品系抗性指数与选育次数的关系如图 1 所示。从图 1 看出,随着选育次数的增加,抗性指数在不断增加,但是呈徘徊上升。各品系的抗性增长情况也有一定的差异,其中 DDVP-R 品系,随选育次数的增加,抗性增加的趋势明显,而两个抗气性品系的抗性增长比较缓慢。对于气调处理,由于高 CO₂ 对嗜卷书虱敏感品系的 LT₅₀ 大于低 O₂ + 高 CO₂ 的 LT₅₀,结果前者的抗性增长比较缓慢。这表明,嗜卷

书虱的抗性增长与环境条件的恶劣程度密切相关,对嗜卷书虱致死作用越明显的环境条件,越容易诱导产生抗性,而且抗性的发展速度也越快。对于药剂处理,嗜卷书虱对 DDVP 处理的抗性增长比较快,这可能与 DDVP 的作用靶标主要是影响昆虫的 AChE,而 PH₃ 的作用机理则主要是影响昆虫呼吸链,进而影响昆虫呼吸代谢的强度有关^[14]。当然,昆虫抗性的增长与多种因素有关,就其机制而言,同样作用机制的环境胁迫,环境条件越恶劣,抗性的上升就越快。

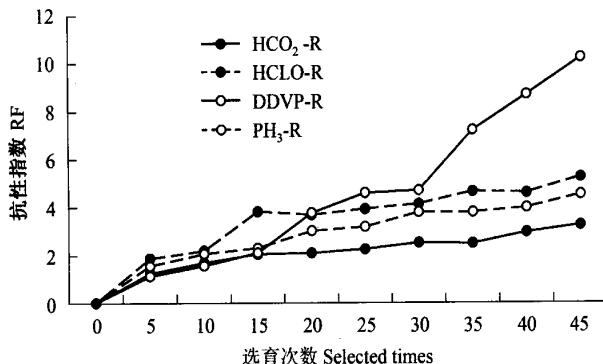


图 1 不同抗性品系抗性指数和选育次数的关系

Fig. 1 Relationship between RF and selected times by different resistant strains of *L. bostrychophila*

2.3 抗性种群的现实遗传力及抗性出现的时间预测

2.3.1 抗性种群现实遗传力的估算

根据数量遗传学的原理,一般可以把抗性作为一个具有正态分布的阈性状来考虑,其分布的平均数和方差可由剂量对数-死亡率概率值的回归方程来计算。这种抗性种群的现实遗传力(h^2)被估计为选择压(R)与选择差异(S)之比,即: $h^2 = R/S$ 。参照 Tabashnik (1992)的方法^[15],将选择压估计为: $R = [\log(\text{终 } LC_{50}) - \log(\text{初 } LC_{50})]/n$,式中终 LC_{50} 是指选择 n 个世代后子代的 LC_{50} (或 LT_{50})值,初 LC_{50} 是指选择前的 LC_{50} (或 LT_{50})值, n 为选择代数;将选择差异(S)估计为: $S = i \cdot \delta_p$,式中: i 为选择强度, $i \approx 1.583 - 0.019P + 4.280E - 5P^2 + 3.652/P$ ($10\% \leq p \leq 80\%$); $P = 100\% - \text{平均校正死亡率}$; δ_p 表现型的标准差,用选择前亲代的概率回归线斜率(b_1)和选择 n 个世代后子代的概率回归线斜率 b_n 的平均值的倒数来估计,即: $\delta_p = [1/2(\text{初斜率} + \text{终斜率})]^{-1}$ 。利用以上公式,对选择 20 个世代后的嗜

卷书虱抗性种群的遗传力进行估计,结果见表 2。

2.3.2 抗性种群出现的时间预测

根据前面的研究结果和上面的分析,参照 $G = R^{-1} = (h^2 S)^{-1}$ 模型^[16],来预测嗜卷书虱抗性种群 LC_{50} 或 LT_{50} 增加 10 倍所需要的代数。根据表 3 的 h^2 值,在 h^2 等于实验值的情况下,当使用防治措施导致的死亡率分别为 50%、60%、70%、80% 和 90% 时,如果抗性提高 10 倍,需要的世代数可由公式 $G = 1/Sh^2$ 求出。嗜卷书虱抗性增长所需代数的预测情况如图 2 所示。

从图 2 可以看出,选择压力越大,抗性达到一定程度所需发育的代数越少。在气调处理的两个品系中,高 CO₂ 处理在 50% 的选择压力下,抗性增加 10 倍需 62.30 代,在 90% 的选择压力下,抗性增加 10 倍需 38.46 代;而低 O₂ + 高 CO₂ 处理,在 50% 和 90% 的选择压力下,抗性增加 10 倍分别需要 44.37 和 20.08 代,因此采用低 O₂ + 高 CO₂ 处理的抗性风险要大于高 CO₂ 处理。对于两个药剂处理的品系,采用 DDVP 处理保持 50% 和 90% 的选择压力,抗性

表 2 嗜卷书虱抗药性和抗气性种群抗性遗传力的估算

Table 2 Estimation of realized heritability (h^2) of *L. bostrychophila* resistant to fumigant and controlled atmosphere

品系 Strains	平均选择反应			平均选择差数						现实遗传力 h^2
	Estimate of mean response			Estimate of mean selection differential						
	IL ^a	FL ^b	R	P	I	IB ^c	FB ^d	δ_p	S	
HCO ₂ -R	0.976	1.488	0.026	25	1.272	16.251	22.249	0.052	0.066	0.388
HClO-R	0.647	1.366	0.036	25	1.272	6.575	3.508	0.183	0.232	0.155
DDVP-R	-0.586	0.422	0.050	35	1.063	6.822	7.530	0.139	0.148	0.341
PH ₃ -R	1.009	1.663	0.033	20	1.396	11.321	14.066	0.039	0.055	0.594

注: IL^a: 起始 LC₅₀ 的对数; FL^b: 终止 LC₅₀ 的对数; IB^c: 起始斜率值; EB^d: 终止斜率值。Note: IL^a: initial log LC₅₀; FL^b: final log LC₅₀; IB^c: initial value of b; EB^d: final value of b.

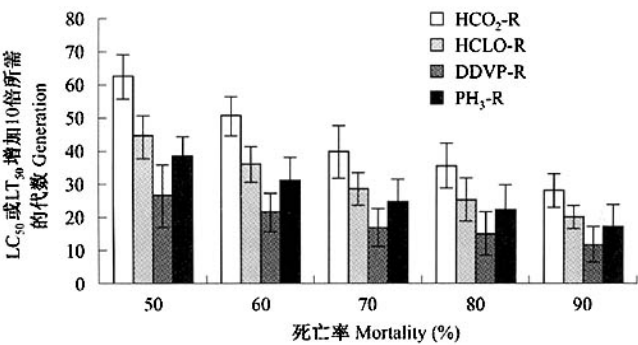


图 2 不同处理死亡率与抗性遗传力对抗性发展速率的影响

Fig. 2 Effects of mortality and heritability to the resistance development velocity

增加 10 倍所需的发育代数则分别为 26.46 和 11.90 代;采用 PH₃ 处理,保持同样的选择压力,则抗性增加 10 倍所需的发育代数分别为 38.48 和 17.39 代,比较而言,使用 DDVP 的抗性风险要比 PH₃ 的抗性风险大一些。

3 讨论

在我国目前广泛采用的“双低”(低氧、低药剂)和“三低”(低氧、低药剂、低温)储粮中,嗜卷书虱及其近缘种嗜虫书虱 *L. entomophila* (Enderlein) 普遍发生,已上升为气调和药剂熏蒸储粮生态环境中的优势种群^[3]。本研究结果表明,采用气调和药剂处理,在一定的选择压力下,都可以筛选出嗜卷书虱的抗性品系。从气调抗性品系的形成可以看出,嗜卷书虱对气调抗性的发展速率以及基因潜力均与选育所采用的气调组配有关,越不利于嗜卷书虱存活的气调环境越容易诱发抗性的产生。Price 的研究表明^[17],仓储害虫对气调的抗性在与在实验室条件下筛选的对溴甲烷的抗性有许多相似之处,本质上均是受多因子的影响;Donahaye^[7] 通过比较赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 对气调和对熏蒸剂的抗性后认

为:实仓中抗性发展的速率与实验室诱导对熏蒸剂抗性的发展速率相近,而且成虫期获得的抗性能够转移到其它虫期。这与本研究的结果是十分相似的。因此,在实仓中进行气调和药剂熏蒸处理时,特别是在考虑气调与药剂的混合处理或气调与药剂交替处理等措施时,要注意克服嗜卷书虱的抗气性及抗药性问题。当然,对于这些抗性品系之间的关系,如气调抗性与熏蒸剂抗性之间是否能够形成交互抗性等问题,还需要进一步研究。

正确评估害虫对某一杀虫剂产生抗性的潜在能力,需要进行多方面的研究,其中交互抗性谱、抗性发生的机理及抗性遗传的特点等则是最重要的方面^[18]。在抗性遗传特点的研究上,数量遗传学的研究为人们提供了更广阔的视野。数量遗传学将抗性性状认为是一种“域性状”,该性状的表达与环境因子和具有一个或多个等位基因的单基因座或多基因座的作用有关,因而不受基因数量和抗性发展的机理所限制。采用 Tabashnik^[15] 的概率值分析方法,可以求得现实的遗传力值。其主要特点是可以利用方程 $R = h^2 S$ 对种群未来的抗性发展趋势和时间进行预测^[16]。本研究经过 40 次选育,获得嗜卷书虱

HCO₂-R、HClO-R、DDVP-R 和 PH₃-R 4 个抗性品系的现实遗传力。这主要反映了选择压和选择差异的一种现实比例关系,通过这一关系,可以评估抗性增加到一定倍数时,种群需要发生的代数。这在抗性治理和进行抗性的风险评估时有重要意义^[19]。

嗜卷书虱营专性产卵(雌)孤雌生殖(obligate thelytokous),在 25℃下,卵期为 12.62±0.20 天,若虫期为 22.09±0.07 天,成虫寿命为 85.16±4.73 天,全生育期可长达 120 天左右^[20]。在抗性品系选育过程中,本研究是直接对试虫进行处理,处理的虫态包括卵、若虫和成虫,这样处理的优点在于可以模拟实仓的环境条件来评估抗性形成的情况。按不同虫态的发育历期,每隔 15 天处理 1 次,则在选育过程中嗜卷书虱每一代卵和若虫一般可以受到 1 次处理,成虫平均可以受到 5~6 次处理,因此,成虫对抗性发展的贡献最大。卵对气调和药剂熏蒸与成虫相比极不敏感^[21],卵期受到处理后是否对抗性的产生有贡献,还没有试验证据;由于若虫对气调的敏感性低于成虫,因此,若虫则有可能存活下来,但到了成虫后,是否会因为若虫存活时得到一定的诱导而变得更不敏感,这些均需要进一步研究。另外,营孤雌生殖的试虫,其遗传物质会毫无保留地传给子代,这种情况下,很难会因为基因的变异或者基因的重组而产生抗性,这种抗性的来源将主要来自不停的选择压力下,试虫体内相关酶系的变构或行为机制上的适应。比较各品系抗性形成生理生化机制上的差异,可以揭示营孤雌生殖昆虫抗性产生的一些机理。

参 考 文 献 (References)

- 1 李雁声. 储粮害虫对杀虫剂的抗性及其对策. 粮食储藏, 1994, 23(2): 56-68
- 2 McDonald D. Fumigation: What next after methyl bromide? International Pest Control, 2001, 43 (4): 140-141
- 3 Wang J J, Zhao Z M, Li L S. Induced tolerance of the psocid, *Liposcelis bostrychophila* Badomel (Psocoptera: Liposcolididae), to controlled atmosphere. International J. Pest Manage., 1999, 45 (1): 75-79
- 4 Banks H J, Annis P C. Suggested procedures for controlled atmos-

phere storage of dry grain. CSIRO Division of Entomol. Tech. Paper, 1977, 13, 23

- 5 Bond E J, Buckland C T. Development of resistance of carbon dioxide in the granary weevil. J. Econ. Entomol., 1979, 72(5): 770-771
- 6 Navarro S, Dias R, Donahaye E. Induced tolerance of *Sitophilus oryzae* adults to carbon dioxide. J. Stored Prod. Res., 1985, 21 (4): 207-213
- 7 Donahaye E. Laboratory selection of resistance by the red flour beetle *Tribolium castenum* (Herbst), to an atmosphere of low oxygen concentration. Phytoparasitica, 1990, 18 (2): 189-202
- 8 赵志模, 张肖薇. 腐食酪螨对低氧高二氧化碳 CO₂ 气调的抗性. 蛛形学报, 1993, 2 (2): 126-128
- 9 Leong E C W, Ho S H. Techniques in the culturing and handling of *Liposcelis entomophilus* (Enderlein). J. Stored Prod. Res., 1990, 26 (2): 67-70
- 10 丁伟, 王进军, 赵志模. 书虱实验种群饲养技术研究. 西南农业大学学报, 2001, 23 (4): 304-306, 328
- 11 吴仕源, 曾正, 邓永学, 等. 气体浓度控制仪的制作及使用. 西南农业大学学报, 1992, 14 (2): 47-51
- 12 唐振华, 黄刚. 农业害虫抗药性. 北京: 农业出版社, 1982, 4-11
- 13 张宗炳, 冷欣夫. 杀虫药剂毒理及应用. 北京: 化学工业出版社, 1993, 66-69
- 14 吴文君. 农药学原理. 北京: 中国农业出版社, 2000, 122-145
- 15 Tabashnik B E. Resistance risk assessment: realized heritability of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth, tobacco budworm and Colorado potato beetle. J. Econ. Entomol., 1992, 85 (5): 1551-1559
- 16 唐振华, 吴士雄. 昆虫抗药性的遗传与进化. 上海: 上海科学技术文献出版社, 2000, p315-317
- 17 Price N R. Active exclusion of phosphine as a mechanism of resistance in *Rhyzopertha dominica* (F.) (Coleoptera: Bostrycidae). J. Stored Prod. Res., 1984, 20(3): 163-168
- 18 韩启发, 庄佩君, 唐振华. 抗杀螟硫磷二化螟的抗性遗传力研究. 昆虫学报, 1995, 38 (4): 402-406
- 19 吴孔明, 刘芹轩. 朱砂叶螨抗氧化乐果品系选育及遗传分析. 生态学报, 1994, 14 (4): 392-396
- 20 王进军, 赵志模, 李隆术. 嗜卷书虱的实验生态研究. 昆虫学报, 1999, 42 (3): 277-283
- 21 丁伟, 赵志模, 王进军, 等. 高 CO₂ 对嗜卷书虱的致死作用及其行为反应. 西南农业大学学报, 2002, 24 (5): 398-401