

入侵云南草地贪夜蛾种群对 5 种常用 Bt 蛋白的敏感性评价

李国平¹, 姬婷婷¹, 孙小旭², 姜玉英³, 吴孔明², 封洪强^{1*}

(1. 河南省农业科学院植物保护研究所, 郑州 450002; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; 3. 全国农业技术推广服务中心, 北京 100125)

摘要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是原分布于美洲大陆热带和亚热带地区的一种重要玉米害虫。在当地, 种植抗虫转基因玉米是防控草地贪夜蛾危害的主要手段。该虫于 2019 年 1 月入侵我国云南省, 为明确入侵我国云南的草地贪夜蛾种群对常用 Bt 蛋白的敏感性水平, 本文通过饲料表面涂抹法测定了瑞丽草地贪夜蛾幼虫对 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab 以及 Vip3A 等 5 种 Bt 蛋白的敏感性。结果表明: 几种常用 Bt 蛋白对瑞丽草地贪夜蛾致死作用顺序为 Vip3A > Cry1Ab > Cry1F > Cry2Ab > Cry1Ac, 对草地贪夜蛾抑制生长发育的顺序为 Cry1Ab > Cry1F > Vip3A > Cry1Ac > Cry2Ab。此外, 与美国相对敏感种群比较, 云南瑞丽草地贪夜蛾种群对 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab 和 Vip3A 的敏感性指标在 0.28~3.76 之间, 表明该入侵种群对此 5 种 Bt 蛋白均未产生抗性。此研究可为将来建立以转 Bt 基因玉米作为防控草地贪夜蛾的技术体系提供依据。

关键词 草地贪夜蛾; 人工饲料涂抹法; 敏感性; Bt 蛋白; 生测

中图分类号: S 435.132 **文献标识码:** B **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019201

Susceptibility evaluation of invaded *Spodoptera frugiperda* population in Yunnan province to five Bt proteins

LI Guoping¹, JI Tingjie¹, SUN Xiaoxu², JIANG Yuying³, WU Kongming², FENG Hongqiang¹

(1. Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China;
2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;
3. National Agro-Tech Extension and Service Center, Beijing 100125, China)

Abstract The fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), is a native major pest of corn in the tropical-subtropical regions of the American continent. Planting transgenic hybrid maize expressing insecticidal protein is the main tool for fall armyworm control in this area. Since January 2019, it has invaded the western part of Yunnan province. In order to determine the susceptibility difference of this invaded fall armyworm population in Ruili of Yunnan province to five Bt proteins, we conducted the susceptibility bioassay to Cry1Ab, Cry1Ac, Cry1F, Cry2Ab and Vip3A by using artificial diet overlay method. Based on the LC₅₀ and GIC₅₀ values, the descending order of lethal was ranked as follows: Vip3A > Cry1Ab > Cry1F > Cry2Ab > Cry1Ac, and the descending order of growth inhibition was ranked as follows: Cry1Ab > Cry1F > Vip3A > Cry1Ac > Cry2Ab. Compared with susceptible strain of fall armyworm population from USA, the sensitivity indexes of the invaded population to Cry1Ab, Cry1Ac, Cry1F, Cry2Ab, and Vip3A proteins ranged from 0.28–3.76, indicating that this invaded population has not significantly developed to resistance to these five Bt proteins. This study will help to construct the strategy of planting transgenic Bt corn for controlling fall armyworm as one of main tactics in the future.

Key words fall armyworm; artificial diet overlay; sensitivity; Bt protein; bioassay

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), 又称秋黏虫, 隶属于鳞翅目 Lepidoptera, 夜蛾科 Noctuidae, 是原产于美洲热带和亚热带地区的一种杂食性害虫^[1-4]。寄主范围广, 为害玉米、水稻、高粱等 186 种作物^[5], 是美洲大陆重要的农业害虫。2016 年 1 月, 草地贪夜蛾开始扩散到非洲尼日利亚和加纳等国, 随后扩散到撒哈拉沙漠以南的 44 个国家, 并暴发成灾^[6]。2018 年 7 月, 在亚洲的印度卡纳塔克邦的希莫加地区, 首次发现了草地贪夜蛾, 10 月已迅速扩散至印度多个邦, 随后在孟加拉国、斯里兰卡、缅甸、泰国等地也发生为害^[7]。2019 年 1 月, 草地贪夜蛾开始在我国云南西南部普洱市江城县、瑞丽市等 11 县(市)玉米田聚集发生为害, 田间虫龄不等, 玉米受害严重^[8-9], 表明草地贪夜蛾已入侵扩散到我国。经过分子鉴定表明, 入侵我国云南的草地贪夜蛾是偏好取食玉米的品系^[10]。

草地贪夜蛾取食为害玉米时, 低龄幼虫通常隐藏在玉米叶片背面取食叶肉, 剩下叶表皮, 形成半透明薄膜“窗孔”, 高龄幼虫对玉米的为害更为严重, 取食叶片后形成不规则的长形孔洞和心叶破烂, 并可将整株玉米叶片食光, 严重时可能造成玉米生长点死亡, 影响叶片和果穗的正常发育^[8,11]。此外, 高龄幼虫还取食玉米雄穗和果穗^[11]。如果不进行防控, 草地贪夜蛾为害可造成玉米减产 45%^[12], 在热带一些地区甚至可造成绝产^[13]。例如: 2017 年, 草地贪夜蛾仅在其入侵的 12 个非洲国家就造成玉米减产 830 万~2 060 万 t, 经济损失高达 24.8 亿~61.9 亿美元^[14]。

种植转基因抗虫玉米是当前美洲大陆控制草地贪夜蛾发生为害的主要手段。然而, 草地贪夜蛾目前在美国、巴西、阿根廷等地已经对表达 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab 的多个转基因玉米品种产生了不同程度的抗性^[15-20]。那么, 扩散到我国的草地贪夜蛾种群对常用的 Bt 蛋白敏感性水平如何, 是否对某些蛋白已经产生了抗性, 这些问题尚不清楚, 为此我们应用饲料表面涂抹法测定比较了云南瑞丽草地贪夜蛾种群对 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab、Vip3A 等不同 Bt 蛋白的敏感性, 为将来组建我国转基因玉米防控技术体系、监测种群扩散和抗性发展提供依据。

1 材料和方法

1.1 供试 Bt 蛋白

Cry1Ab、Cry1Ac 和 Cry1F 纯化蛋白干粉购自美国凯斯西储大学 (Case Western Reserve University,

USA), 用 50 mmol/L CAPS, pH 10.5 缓冲液溶解, 并稀释成 7~10 个系列浓度梯度。Cry2Ab 和 Vip3A 纯化蛋白购自北京缇诺思特生物科技有限公司, 其中 Cry2Ab 蛋白纯化浓度为 1.5 mg/mL, 用 0.1 mol/L Na₂CO₃, pH 10.5 缓冲液进行溶解和系列浓度稀释; 纯化 Vip3A 蛋白为干粉, 用蒸馏水溶解并稀释成系列浓度。上述蛋白用之前置于 -80℃ 冰箱保存。

1.2 供试虫源

供试草地贪夜蛾于 2019 年 1 月 23—26 日采自云南省德宏州瑞丽市勐卯镇姐东村 (23°58′35″N, 97°48′51″E) 鲜食玉米田, 玉米处于 6~9 叶期, 采集虫态以 3~5 龄幼虫为主, 共采集 200 头, 在室内用玉米苗继续饲养, 直至化蛹羽化, 成虫用 5%~10% 的蜂蜜水进行饲养, 待其产卵后收集卵块, 孵化后的第一代初孵幼虫用于试验。饲养温度 (27±1)℃, 相对湿度 60%~70%, 光周期 L//D=16 h//8 h。

1.3 生物测定方法

草地贪夜蛾幼虫人工饲料以玉米粉、大豆粉为主要成分 (待发表资料), 将做好的人工饲料冷却到 50℃ 时 (未凝固前), 倒入塑料挤瓶, 然后挤至 24 孔板小孔中 (每孔直径 16 mm; 高 13 mm), 每个小孔挤入 1.5~2 mL, 凝固后, 饲料表面积为 2 cm²。将待测 Bt 蛋白用缓冲液或蒸馏水稀释成 7~10 个系列浓度, 并添加表面活性剂 0.1% (V/V) 曲拉通-100, 用移液枪吸取每个浓度的蛋白溶液 40 μL 到小孔里, 从左到右, 由前到后摇匀, 以使蛋白全部覆盖饲料表面, 待液体蒸发后, 接入初孵幼虫, 每孔 1 头, 盖上盖子, 扎紧, 放在温度为 (27±1)℃、相对湿度为 60%~70%、光照 L//D=16 h//8 h 的条件下, 以添加 40 μL 的缓冲液或蒸馏水为对照。每个浓度 16 头, 重复 3 次, 7 d 后检查并记录各处理的死亡虫数, 并称取存活幼虫的体重。

1.4 数据处理和分析

浓度-死亡率数据采用几率值分析方法, 应用 Polo-Plus 软件计算 LC₅₀ 值及 95% 置信区间。将存活幼虫体重转换成体重抑制率, 应用 SPSS 20.0 软件进行非线性回归分析, 计算 GIC₅₀ 值及 95% 置信限。

2 结果与分析

2.1 瑞丽草地贪夜蛾种群对不同 Bt 蛋白的敏感性

瑞丽草地贪夜蛾种群初孵幼虫对几种常用 Bt 蛋

白的敏感性差异显著。从几种 Bt 蛋白对草地贪夜蛾的致死效果比较,Vip3A 致死作用最强,LC₅₀ 最小,为 50.291 ng/cm²。其次为 Cry1Ab,LC₅₀ 为 161.258 ng/cm²,Cry1F 对草地贪夜蛾也有较强的致死作用,其 LC₅₀ 为 207.840 ng/cm²,Cry2Ab 的 LC₅₀ 为 603.741 ng/cm²,而 Cry1Ac 对草地贪夜蛾致死效果最差,LC₅₀ >

800 ng/cm²(表 1)。
从 Bt 蛋白对草地贪夜蛾初孵幼虫生长发育指标的影响来看,Cry1Ab 和 Cry1F 对草地贪夜蛾的 GIC₅₀ 最低,分别为 5.050 和 5.167 ng/cm²,Cry1Ac、Cry2Ab 和 Vip3A 对草地贪夜蛾 GIC₅₀ 分别为 31.726、54.985、22.400 ng/cm²(表 1)。

表 1 云南瑞丽草地贪夜蛾初孵幼虫对不同 Bt 蛋白的敏感性

Table 1 Susceptibility of neonates of *Spodoptera frugiperda* from Ruili of Yunnan to five Bt proteins

Bt 蛋白 Bt protein	N	Slope±SE	LC ₅₀ (95% FL)/ng·(cm ²) ⁻¹	χ ²	df	GIC ₅₀ (95% FL)/ng·(cm ²) ⁻¹
Cry1Ab	384	1.355±0.126	161.258(123.894~206.756)	11.713	6	5.050(2.384~8.526)
Cry1Ac	384	—	>800	—	—	31.726(14.505~53.253)
Cry1F	384	1.461±0.129	207.840(163.181~262.884)	9.154	6	5.167(2.569~8.182)
Cry2Ab	384	1.719±0.149	603.741(430.110~888.692)	9.166	6	54.985(43.117~67.678)
Vip3A	384	1.626±0.151	50.291(39.073~63.474)	10.898	6	22.400(15.090~30.516)

综上,几种常用 Bt 蛋白对瑞丽草地贪夜蛾初孵幼虫致死作用顺序为 Vip3A>Cry1Ab>Cry1F>Cry2Ab>Cry1Ac,对生长发育抑制作用顺序为 Cry1Ab>Cry1F> Vip3A>Cry1Ac>Cry2Ab。

2.2 草地贪夜蛾瑞丽种群对 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab 和 Vip3A 蛋白的相对敏感性

将瑞丽草地贪夜蛾对 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab 和 Vip3A 的敏感性与美国敏感种群^[18,21]进行了比较,敏感性指数为入侵种群的 LC₅₀ 或 GIC₅₀ 值与美国相对敏感种群的 LC₅₀ 或 GIC₅₀ 值之比,结果见图 1。与美国敏感种群相比较,瑞丽种群对 5 种 Bt 蛋白的相对敏感性指数分别为:对 Cry1Ab 为 1.33,对 Cry1Ac 为 0.28,对 Cry1F 为 1.56,对 Cry2Ab 为 3.76,对 Vip3A 为 0.32。结果表明:入侵草地贪夜蛾瑞丽种群对 Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab 和 Vip3A 均处于敏感阶段。

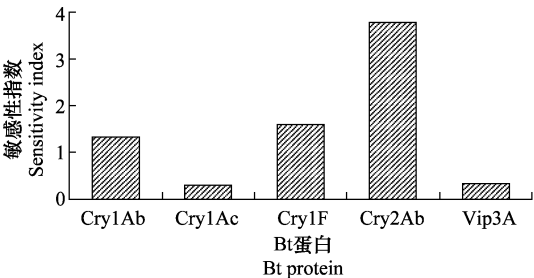


图 1 云南瑞丽草地贪夜蛾相对于美国敏感种群对 5 种 Bt 蛋白的敏感性比较

Fig. 1 Susceptibility comparison of *Spodoptera frugiperda* collected from Ruili of Yunnan with susceptible population in USA to five Bt proteins

3 结论与讨论

2000 年以前,在草地贪夜蛾原发生地美洲大陆,一般选用化学杀虫剂对其防控,但由于草地贪夜蛾幼虫常躲避在玉米叶背面、心叶里和穗尖上为害,使幼虫很难充分接触到药剂^[22-23],加之有些区域草地贪夜蛾对常用的杀虫剂如:氨基甲酸酯类、有机磷类和菊酯类产生抗性^[24-25],致使化学防治效果不理想。随着基因工程技术的发展,2000 年以后,种植转 Bt 基因抗虫作物是美洲大陆控制草地贪夜蛾发生为害的主要手段。第一代表达单基因的转 Cry1F 基因玉米和棉花,转 Cry1Ab 基因玉米等用于防治草地贪夜蛾^[23, 26-28]。其中,表达 Cry1F 的转基因玉米‘TC1507’因其极好的田间控制效果,是美洲大陆种植较为广泛的品种。该品种自 2003 年在美国和加拿大开始商业化种植以来,在阿根廷、哥伦比亚、巴西、洪都拉斯、乌拉圭和巴拉圭等国家也相继种植^[20]。转基因抗虫玉米的商业化种植,为控制草地贪夜蛾开辟了新的途径。

但在美属波多黎各,表达 Cry1F 蛋白的转基因玉米杂交种‘TC1507’仅仅种植 4 年的时间,草地贪夜蛾就对 Cry1F 产生了 1 000 倍的抗性,在最高浓度 Cry1F 10 000 ng/cm² 条件下存活率达到了 100%^[16]。随后,在美国东南部包括佛罗里达和北卡罗来纳州等地监测,草地贪夜蛾种群对 Cry1F 产生了高达 151.21 倍的抗性^[17-18]。在阿根廷和巴西等地,草地贪夜蛾对 Cry1F 产生了大于 5 000 倍的抗性^[20,29]。本研究对

Cry1F 纯化蛋白测定结果显示,入侵我国云南瑞丽的草地贪夜蛾种群在 3 200 ng/cm² 条件下的存活率为 0, Cry1F 蛋白对该种群的 LC₅₀ 为 207.840 ng/cm² (95%CI: 163.181~262.884 ng/cm²), 与美国敏感种群 LC₅₀ 值 131.601 ng/cm² (95%CI: 66.591~193.520 ng/cm²) 相比^[18], 相对值为 1.56, 说明无明显的抗性产生。尽管所比较的敏感种群是美国种群, 但其结果是本文作者以访问学者身份于 2014 年在美国北卡州立大学进行研究时所测定的种群, 在测定方法和试验操作等方面是一致的, 因此将其作为相对敏感种群, 与入侵云南瑞丽种群做比较是可靠的。

Cry1Ab 对云南瑞丽草地贪夜蛾种群的 GIC₅₀ 为 5.050 ng/cm² (95%CI: 2.384~8.526 ng/cm²), Cry1Ac 对其 GIC₅₀ 为 31.726 ng/cm² (95%CI: 14.505~53.253 ng/cm²), 与美国敏感种群 Cry1Ab 的 GIC₅₀ 3.8 ng/cm² (95%CI: 2.4~5.79 ng/cm²), Cry1Ac 的 GIC₅₀ 112.02 ng/cm² (95%CI: 80.60~149.6 ng/cm²) 相比^[21], 其敏感性指数分别为 1.33 和 0.28, 说明云南瑞丽入侵种群对 Cry1Ab 和 Cry1Ac 保持着较高的敏感性。需要注意的是 Cry1Ac 蛋白对草地贪夜蛾虽然有显著的抑制生长发育作用, 但其致死性较低, 测定的 LC₅₀ > 800 ng/cm², 显著高于 Cry1Ab 的 161.258 ng/cm² (95%CI: 123.894~206.756 ng/cm²), 这与国外比较 Cry1Ab 和 Cry1Ac 对草地贪夜蛾活性差异的结果是一致的^[16,21,30]。

Cry2Ab 对瑞丽入侵种群的 LC₅₀ 为 603.741 ng/cm² (95%CI: 430.110~888.692 ng/cm²), Vip3A 对该种群的 LC₅₀ 为 50.291 ng/cm² (95%CI: 39.073~63.474 ng/cm²), 与美国敏感种群 Cry2Ab 的 LC₅₀ 226.824 ng/cm² (95%CI: 113.938~475.371 ng/cm²), Vip3A 的 LC₅₀ 156.496 ng/cm² (95%CI: 87.152~217.960 ng/cm²) 相比^[18], 其敏感性指数分别为 3.76 和 0.32, 说明无显著抗性。特别指出的是, 在所测定的蛋白中, Vip3A 对草地贪夜蛾的致死作用最大。Vips 是伴胞晶体形成过程中产生的一种营养期杀虫蛋白 (vegetative insecticidal proteins, Vips), 与其他 Cry 类蛋白无交互抗性^[31]。第二代表达 Cry1F+Vip3A 等多个基因的玉米新品种目前已经在美国、阿根廷、巴西等地进行商业化种植, 可有效控制对 Cry1F 蛋白产生抗性的草地贪夜蛾^[11,32]。

吸取国外草地贪夜蛾抗性产生的经验和教训, 对于建立我国转基因抗虫作物的综合防控技术体系

可起到借鉴作用。草地贪夜蛾首次产生抗性的波多黎各地区属于热带气候, 转基因玉米周年种植, 使得草地贪夜蛾受到周年的选择压力, 再加上当地每周常喷洒 Bt 杀虫剂控制非转基因玉米和蔬菜上的草地贪夜蛾, 使得抗性选择压力增大; 另外没有有效的庇护所, 也是其抗性快速发展的主要原因^[33]。根据本文的研究结果, Cry1Ab、Cry1F、Vip3A、Cry2Ab 蛋白对草地贪夜蛾具有较强的致死作用, 而 Cry1Ac 的致死作用较其他蛋白低, 因此种植转 Cry1Ab、Cry1F 或叠加的 Cry1Ab (或 Cry1F) + Vip3A、Cry1Ab (或 Cry1F) + Cry2Ab 基因玉米品种可有效地控制草地贪夜蛾, 同时种植一定比例的庇护所也是必要的。

草地贪夜蛾具有远距离迁飞习性, 是为数不多的在世界范围内对农作物能造成毁灭性危害的重大农业害虫之一, 也是唯一一个在不同国家不同地区对 Bt 作物产生抗性的重要靶标害虫^[34-35]。遗传结构研究表明, 美国佛罗里达地区的草地贪夜蛾抗性种群可能是从波多黎各迁飞过来的^[36], 因此, 抗性基因的传播也是不容忽视的问题。本文应用传统的生物测定方法测定的入侵我国云南的草地贪夜蛾对几种 Bt 蛋白的敏感度虽然较高, 但该方法灵敏度较低, 难以检测出低于 0.001 水平的抗性基因, 因此不能排除此种群携带有潜在的抗性基因的可能; 另外还有虫源不断从缅甸等其他国家继续迁入^[37], 因此, 下一步需要深入开展入侵种群对不同 Bt 蛋白的抗性基因频率以及迁入种群的抗性基因的分子水平检测, 比较各个地区草地贪夜蛾对 Bt 蛋白的敏感性水平差异, 对于研究外迁种群的遗传结构、迁飞路径和抗性治理等具有重要的理论和现实意义。

参考文献

- [1] SPARKS A N. A review of the biology of the fall armyworm [J]. Florida Entomologist, 1979, 62(2): 82-87.
- [2] TODD E L, POOLE R W. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1980, 73(6): 722-738.
- [3] PITRE H N. Relationship of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) from Florida, Honduras, Jamaica, and Mississippi: susceptibility to insecticides with reference to migration [J]. Florida Entomologist, 1988, 71: 56-61.
- [4] CAPINERA J L. Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae) [R]. University

- of Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, EDIS, Gainesville, FL, 2000.
- [5] CASMUZE A, JUÁREZ M L, SOCÍAS M G, et al. Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 2010, 69: 209–231.
- [6] GOERGEN G, KUMAR P L, SANKUNG S B, et al. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa[J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11(10): e0165632.
- [7] (CABI) Centre for Agriculture and Bioscience International. CABI warns of rapid spread of crop-devastating fall armyworm across Asia [EB/OL]. (2018-06-08). <https://www.cabi.org/news-and-media/2018/cabi-warns-of-rapid-spread-of-crop-devastating-fall-armyworm-across-asia/>.
- [8] 姜玉英,刘杰,朱晓明. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析[J]. 中国植保导刊,2019,39(2):33–35.
- [9] 孙小旭,赵胜园,靳明辉,等. 玉米田草地贪夜蛾幼虫的空间分布型与抽样技术[J]. 植物保护,2019,45(2):13–18.
- [10] 张磊,靳明辉,张丹丹,等. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定[J]. 植物保护,2019,45(2):19–24.
- [11] 郭井菲,赵建周,何康来,等. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国[J]. 植物保护,2018,44(6):1–10.
- [12] HRUSKA A J, GLADSTONE S M. Effect of period and level of infestation of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, on irrigated maize yield [J]. Florida Entomologist, 1988, 71: 249–254.
- [13] BLANCO C A, CHIARAVALLE W, DALLA-RIZZA M, et al. Current situation of pests targeted by Bt crops in Latin America [J]. Current Opinion Insect Science, 2016, 15: 131–138.
- [14] (CABI) Centre for Agriculture and Bioscience International. New report reveals cost of fall armyworm to farmers in Africa, provides recommendations for control [EB/OL]. 2017. <https://www.cabi.org/news-and-media/2017/new-report-reveals-cost-of-fall-armyworm-to-farmers-in-africa-provides-recommendations-for-control/>.
- [15] BLANCO C A, PORTILLA M, JURAT-FUENTES J L, et al. Susceptibility of isofamilies of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to Cry1Ac and Cry1Fa proteins of *Bacillus thuringiensis* [J]. Southwestern Entomologist, 2010, 35: 409–415.
- [16] STORE N P, BABCOCK J M, SCHLENZ M, et al. Discovery and characterization of field resistance to Bt maize; *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico [J]. Journal of Economic Entomology, 2010, 103: 1031–1038.
- [17] HUANG F, QURESHI J A, HEAD G P, et al. Frequency of *Bacillus thuringiensis* Cry1A. 105 resistance alleles in field populations of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in Louisiana and Florida [J]. Crop Protection, 2016, 83: 83–89.
- [18] LI G, REISIG D, MIAO J, et al. Frequency of Cry1F non-recessive resistance alleles in North Carolina field populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11: e0154492.
- [19] NIU Y, QURESHI J A, NI X, et al. F₂ screen for resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry2Ab2-maize in field populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) from the southern United States [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2016, 138: 66–72.
- [20] CHANDRASENA D I, SIGNORINI A M, ABRATTI G, et al. Characterization of field-evolved resistance to *Bacillus thuringiensis*-derived Cry1F δ -endotoxin in *Spodoptera frugiperda* populations from Argentina [J]. Pest Management Science, 2018, 74: 746–754.
- [21] VÉLEZ A M, SPENCER T A, ALVES A P, et al. Inheritance of Cry1F resistance, cross resistance and frequency of resistant alleles in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Bulletin of Entomological Research, 2013, 103: 700–713.
- [22] HARRISON F P. Oviposition and subsequent infestations of corn by fall armyworm [J]. Florida Entomologist, 1986, 69: 588–592.
- [23] SIEBERT M W, TINDALL K V, LEONARD B R, et al. Evaluation of corn hybrids expressing Cry1F (Herculex® I Insect Protection) against fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in southern United States [J]. Journal of Entomology Science, 2008, 43: 41–51.
- [24] ADAMCZYK J R, HOLLOWAY J J, LEONARD J W, et al. Susceptibility of fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic Bt cotton [J]. Journal of Cotton Science, 1997, 1: 21–28.
- [25] YU S J, NGUYEN S N, ABO-ELGHAR G E. Biochemical characteristics of insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith)[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2003, 77: 1–11.
- [26] BUNTIN G D. Corn expressing Cry1Ab or Cry1F endotoxin for fall armyworm and corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae) management in field corn for grain production [J]. Florida Entomologist, 2008, 91: 523–530.
- [27] SIEBERT M W, BABOCK J M, NOLTING S, et al. Efficacy of Cry1F insecticidal protein in maize and cotton for control of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Florida Entomologist, 2008, 91: 555–565.
- [28] HARDKE J T, LEONARD B R, HUANG F, et al. Damage and survivorship of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on transgenic field corn expressing *Bacillus thuringiensis* Cry proteins [J]. Crop Protection, 2011, 30: 168–172.
- [29] FARIAS J R, ANDOW D A, HORIKOSHI R J, et al. Field-evolved resistance to Cry1F maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil [J]. Crop Protection, 2014, 64: 150–158.
- [30] HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ C S, HERNÁNDEZ-MARTÍNEZ

- P, VAN RIE J, et al. Shared midgut binding sites for Cry1A, 105, Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1Ac and Cry1Fa proteins from *Bacillus thuringiensis* in two important corn pests, *Ostrinia nubilalis* and *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(7): e68164.
- [31] GOUFFON C, VAN V A, VAN R J, et al. Binding sites for *Bacillus thuringiensis* Cry2Ae toxin on heliothine brush border membrane vesicles are not shared with Cry1A, Cry1F, or Vip3A toxin [J]. Applied Environmental Microbiology, 2011, 77(10): 3182–3188.
- [32] BERNARDI O, BERNARDI D, AMADO D, et al. Resistance risk assessment of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) to Vip3A20 insecticidal protein expressed in corn [J]. Journal of Economic Entomology, 2015, 108(6): 2711–2719.
- [33] STORER N P, KUBISZAK M E, KING E, et al. Status of resistance to Bt maize in *Spodoptera frugiperda*: lessons from Puerto Rico [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2012, 110: 294–300.
- [34] 江幸福, 张蕾, 程云霞, 等. 草地贪夜蛾迁飞行为与监测技术研究进展[J]. 植物保护, 2019, 45(1): 12–18.
- [35] DANGAL V, HUANG F. Fitness costs of Cry1F resistance in two populations of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), collected from Puerto Rico and Florida [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2015, 127: 81–86.
- [36] CAMARGO A M, CASTAÑERA P, FARINÓS G P, et al. Comparative analysis of the genetic basis of Cry1F resistance in two strains of *Spodoptera frugiperda* originated from Puerto Rico and Florida [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2017, 146: 47–52.
- [37] 吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明, 等. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析[J]. 植物保护, 2019, 45(2): 1–6.
- (责任编辑: 杨明丽)
-
- (上接 14 页)
- [12] BERTA C D, VIRLA E, COLOMO M V, et al. Efecto en el parasitoide *Campoletis grioti* de un insecticida usado para el control de *Spodoptera frugiperda* y aportes a la bionomía del parasitoide [J]. Manejo Integrado de Plagas (CATIE), 2000, 57: 65–70.
- [13] DIEZ-RODRÍGUEZ G I, OMOTO C. Inheritance of *lambda*-cyhalothrin resistance in *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Neotropical Entomology, 2001, 30(2): 311–316.
- [14] CARVALHO R A, OMOTO C, FIELD L M, et al. Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(4): e62268.
- [15] 陈印军, 方琳娜, 杨俊彦. 我国农田土壤污染状况及防治对策[J]. 中国农业资源与区划, 2014, 35(4): 1–5.
- [16] 李晓强, 孙跃先, 叶光伟, 等. 使用化学农药对农业生物多样性的影响[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2008, 30(S2): 365–369.
- [17] 中华人民共和国农业部. 农药室内生物测定试验准则杀虫剂第 5 部分: 杀卵活性试验浸渍法: NY/T 1154. 5–2006[S]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [18] 中华人民共和国农业部. 农药室内生物测定试验准则杀虫剂第 14 部分: 浸叶法: NY/T 1154. 14–2008[S]. 北京: 中国农业出版社, 2008.
- [19] 华乃震, 华纯. 生物杀虫剂的进展和应用[J]. 农药, 2011, 50(7): 469–473.
- [20] 徐尚成, 俞幼芬, 王晓军, 等. 新杀虫剂氯虫苯甲酰胺及其研究开发进展[J]. 现代农药, 2008, 7(5): 8–11.
- [21] 柴洪新, 史大昕, 张奇, 等. 多杀菌素的研究进展[J]. 化工进展, 2011(S2): 239–243.
- [22] 周育, 庾琴, 侯慧锋, 等. 新型烟碱类杀虫剂啉虫脒研究进展[J]. 植物保护, 2006, 32(3): 16–20.
- [23] 吴孔明, 郭予元. 棉铃虫种群的地理型分化和区域性迁飞规律[J]. 植物保护, 2007, 33(5): 6–11.
- [24] ROSE A H, SILVERSIDES R H, LINDQUIST O H. Migration flight by an aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Hemiptera: Aphididae), and a noctuid, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. The Canadian Entomologist, 1975, 107(6): 567–576.
- [25] CABI. Invasive species compendium [EB/OL]. [2019–03–26] [2019–03–16] <https://www.cabi.org/isc/datasheet/29810#251812C7-20E5-473A-BE75-3A51F1C43E8D>.
- [26] 张磊, 靳明辉, 张丹丹, 等. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定[J]. 植物保护, 2019, 45(2): 19–24.
- [27] WOOD K A, WILSON B H, GRAVES J B. Influence of host plant on the susceptibility of the fall armyworm to insecticides [J]. Journal of Economic Entomology, 1981, 74(1): 96–98.
- [28] ADAMCZYK J J, LEONARD B R, GRAVES J B. Toxicity of selected insecticides to fall armyworms (Lepidoptera: Noctuidae) in laboratory bioassay studies [J]. Florida Entomologist, 1999, 82(2): 230–236.
- [29] AL-SARAR A, HALL F R, DOWNER R A. Impact of spray application methodology on the development of resistance to cypermethrin and spinosad by fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith)[J]. Pest Management Science, 2006, 62(11): 1023–1031.
- [30] 马世骏. 谈农业害虫的综合防治[J]. 昆虫学报, 1976, 19(2): 129–141.
- [31] 孙小旭, 赵胜园, 靳明辉, 等. 玉米田草地贪夜蛾幼虫的空间分布型与抽样技术[J]. 植物保护, 2019, 45(2): 13–18.
- [32] 赵胜园, 罗倩明, 孙小旭, 等. 草地贪夜蛾与斜纹夜蛾的形态特征和生物学习性比较[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(5): 26–35.
- (责任编辑: 杨明丽)