

复合性状转基因棉对斜纹夜蛾幼虫取食行为及营养代谢的影响

丛胜波¹, 许冬¹, 杨妮娜¹, 王玲¹, 王金涛¹, 刘卫国², 万鹏^{1*}

(1. 农业农村部华中作物有害生物综合治理重点实验室, 农作物重大病虫害防控湖北省重点实验室, 湖北省农业科学院植保土肥研究所, 武汉 430064; 2. 湖北省植保总站, 武汉 430070)

摘要 本文采用培养皿叶盘法和烘干法研究了常规棉‘Daiza 24C’、单价抗虫棉‘GK19’和复合性状转基因抗虫棉‘Daiza 24’对斜纹夜蛾幼虫选择、取食及营养代谢的影响。结果表明,在非选择性条件下,虽然有较多的斜纹夜蛾1龄和3龄幼虫在‘Daiza 24’叶片上停留,但对它的取食量均显著低于‘Daiza 24C’和‘GK19’,表现出明显的拒食现象。在可选择条件下,取食‘Daiza 24’的1龄和3龄幼虫比例均随时间延长呈逐渐下降趋势,对‘Daiza 24’叶片表现出显著忌避行为,趋向于取食‘Daiza 24C’和‘GK19’。‘Daiza 24’对斜纹夜蛾3龄幼虫的相对生长率、相对取食量、食物利用率、食物转化率、近似消化率均存在显著影响,而对5龄幼虫,取食‘Daiza 24’的幼虫除相对生长率和相对取食量显著低于取食‘Daiza 24C’‘GK19’的幼虫外,其他营养指标在取食不同品种间差异均不显著。以上研究结果表明,斜纹夜蛾1龄和3龄幼虫对‘Daiza 24’表现出显著的拒食和忌避行为,‘Daiza 24’对斜纹夜蛾低龄幼虫的营养代谢存在显著影响,但对高龄幼虫营养代谢的影响较弱。

关键词 复合性状转基因棉花; 斜纹夜蛾; 取食行为; 营养代谢

中图分类号: S435.622 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2021236

Effects of stacked genetically modified cotton on the feeding behavior and nutrient metabolism of *Spodoptera litura* larvae

CONG Shengbo¹, XU Dong¹, YANG Nina¹, WANG Ling¹, WANG Jintao¹, LIU Weiguo², WAN Peng^{1*}

(1. Institute of Plant Protection and Soil Fertilizer, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Central China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hubei Key Laboratory of Crop Disease Insect Pests and Weed, Wuhan 430064, China;
2. Hubei General Station of Plant Protection, Wuhan 430070, China)

Abstract The effects of conventional cotton ‘Daiza 24C’, transgenic cotton ‘GK19’ and stacked genetically modified cotton ‘Daiza 24’ on feeding, host-selection behavior and nutrient metabolism of *Spodoptera litura* larvae were studied by using petri dish method and oven drying method. The results of non-choice experiments showed that although there were more 1st- and 3rd-instar larvae of *S. litura* stayed on the leaves of ‘Daiza 24’, but their food intake was significantly lower than that of the larvae feeding on ‘Daiza 24C’ and ‘GK19’, showing obvious antifeeding phenomenon. The choice experiments results demonstrated that the percentage of the 1st- and 3rd-instar larvae feeding on ‘Daiza 24’ decreased gradually with the time, and the larvae tended to choose ‘Daiza 24C’ and ‘GK19’. Feeding on ‘Daiza 24’ had significant effects on the relative growth rate, relative food intake, food utilization efficiency, food conversion rate and approximate digestibility of the 3rd-instar larvae. However, there were no significant differences in other nutritional indexes among larvae feeding on three hosts for 5th-instar larvae, except for the relative growth rate and relative food intake. In summary the 1st- and 3rd-instar larvae of *S. litura* showed significant antifeeding and avoidance behaviors to ‘Daiza24’. ‘Daiza24’ had significant effects on the nutrient metabolism of young larvae of *S. litura*, but weak effect on older larvae.

收稿日期: 2021-04-19 修订日期: 2021-05-12

基金项目: 转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08011002-002); 湖北省农业科技创新中心项目(2016-620-003-001-016)

* 通信作者 E-mail: wanpenghb@126.com

Key words stacked genetically modified cotton; *Spodoptera litura*; feeding behavior; nutrient metabolism

目前我国大面积商业化种植的转基因作物为棉花,20 多年的种植使田间棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 等靶标害虫得到了有效的控制,减少了化学农药的大量使用,已成为棉田害虫绿色生态防控中的一项重要措施^[1-4]。然而相关研究表明,转 Bt 基因棉花的长期种植使田间靶标害虫在持续高压汰选下,对 Bt 杀虫蛋白产生了不同程度的抗性,同时斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*、盲蝽等非靶标害虫的为害呈逐渐加重趋势,成为当前急需探索和迫切解决的科学问题^[5-8]。

为提高杀虫效率,拓宽杀虫谱,具有 2~3 种复合性状的转基因抗虫作物目前已成为一个重要的研发及推广方向。据国际农业生物技术应用服务组织 (ISAAA) 最新报告,2019 年转基因作物商业化种植面积达 1.904 亿 hm^2 ,复合性状转基因作物的种植面积达到 7 766 万 hm^2 ,较 2018 年增加了 6%,占全球转基因作物种植面积的 45%,其中全球约有 12% 的地区种植了含抗虫性状的复合性状转基因作物^[9]。

复合性状转基因抗虫棉对斜纹夜蛾、棉铃虫、红铃虫、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 等害虫具有比较高的防治效果,并能有效延缓其对 Bt 基因作物的抗性进化^[10-13]。然而相关研究发现,棉铃虫、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*、甜菜夜蛾对含 Bt 杀虫蛋白的食物具有主动忌避能力^[14-16]。害虫主动拒食对其有毒或含毒素高的食物,倾向选择无毒或含毒素低的食物,对不同毒素或作物选择行为反应亦不同,表现出不同程度的行为抗性^[17-18]。

斜纹夜蛾是一种多食性的迁飞性害虫,幼虫 3 龄后分散为害寄主作物,在田间具有比较强的转移能力,其对 Bt 基因作物的取食行为反应可能影响复合性状转基因抗虫棉的应用效果。国内外已有一些复合性状转基因棉对斜纹夜蛾防治效率的相关报道,而关于复合性状转基因棉对斜纹夜蛾幼虫选择行为及营养生理的影响研究甚少。鉴于此,本研究以复合性状抗虫棉‘Daiza 24’、单价抗虫棉‘GK19’、常规棉‘Daiza 24C’为研究对象,分析 3 种不同类型棉花品种对斜纹夜蛾幼虫的取食选择行为及营养代谢的影响,为我国新型转基因棉花环境安全评价及害虫可持续治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

斜纹夜蛾卵块由中国农业科学院植物保护研究所提供。养虫室内饲养条件为温度 26~28℃,湿度 60%~70%,L/D=13 h/11 h。用人工饲料^[19]饲养初孵幼虫至试验虫龄,取生长一致的幼虫做为供试虫源。

1.2 供试棉花品种及种植

供试棉花:抗虫抗除草剂复合性状棉杂交种‘Daiza 24’(Cry1Ac+Cry2Ab2+CP4-epsps)和非转基因同型对照杂交种‘Daiza 24C’,除转基因性状外,两者具有相同的遗传背景,种子均由美国 Monsanto 公司提供。当地主栽 Cry1A 单价抗虫棉‘GK19’种子由湖北省农业科学院植保土肥所棉虫组提供。

棉花种植管理:试验在湖北省农业科学院植保土肥研究所新洲试验基地(30°29’N, 114°18’E)进行。4 月中旬营养钵播种,5 月上旬移栽,棉花种植株行距为 0.4 m×1 m,每个品种种植面积为 200 m^2 。各品种在整个生育期不施用任何杀虫剂,其他为常规管理。试验地周围设有 150 m 以上的非棉花隔离区。

1.3 试验方法

1.3.1 非选择性试验

采用培养皿叶盘法。在直径 14 cm 的玻璃培养皿底铺 1 张湿润的滤纸,沿四周放入 6 片直径为 1 cm 的同种棉花的心叶圆片,间距相同,然后在滤纸中央接入 10 头饥饿 6 h 的斜纹夜蛾 1 龄或 3 龄幼虫。接虫后立即用 1 层黑棉布和 1 层红棉布遮光,移入(27±1)℃、RH(80±10)%、L/D=14 h/10 h 的养虫室。分别在接虫后第 1、2、4、6、8、10、12、24、36 h 检查幼虫所在位置(叶片、培养皿壁或滤纸)、幼虫存活数,计算在不同品种棉花叶片上取食的幼虫百分率,用取食选择率^[20]表示。每处理 5 次重复。取食 36 h 后,分别对各处理幼虫称重,同时记录斜纹夜蛾幼虫取食的叶片面积,叶片面积测量参考汤清波等的方法^[21]。

1.3.2 选择性试验

将 1 张滤纸折成 4 等份,湿润后放入直径 14 cm 的玻璃培养皿底部,分别交替等距放置直径为 1 cm 的‘Daiza 24’‘GK19’和‘Daiza 24C’的叶圆片共 6 片。饲养条件、调查时间同上,每处理 15 次重复。取食 36 h

后,分别记录斜纹夜蛾幼虫取食各种棉花叶片的面积,利用改进的 Jermy 叶碟法计算取食选择指数^[21]。

取食选择指数 = 取食某种植物叶片的面积 / 参试植物叶片的总取食面积。

取食选择指数将介于 0~1 之间,数值越大表示对某种植物的趋性(嗜好性)越强,数值越小则表示对该种植物的忌避性越强。

1.4 斜纹夜蛾幼虫营养代谢指标测定

选取刚蜕皮生长一致的斜纹夜蛾 3 龄和 5 龄幼虫各 10 头,饥饿 6 h 后称其鲜重,分别放入直径 6 cm、高 3 cm 的圆形养虫盒中单头饲养。饲养条件为 $(27 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、RH $(80 \pm 10)\%$ 、L//D = 14 h//10 h。定量饲喂 3 种棉花叶片。24 h 后取出剩余食物,将幼虫饥饿 6 h 让其排空粪便后,称其鲜重。而后将幼虫、粪便及剩余棉花叶片在 80°C 下烘干至恒重,再分别称其干重。每处理重复 3 次。测定各品种棉花叶片的干湿比,饲后幼虫干湿比,以推算饲喂前棉花叶片和幼虫的干重。依据下列公式计算各营养指标^[22]:

幼虫相对生长率 = $G/(B \times t)$;

幼虫相对取食量 = $I/(B \times t)$;

食物利用率 = $G/I \times 100\%$;

食物转化率 = $G/(I - F) \times 100\%$;

近似消化率 = $(I - F)/I \times 100\%$ 。

式中, G 为虫体增重(即 $G =$ 饲后幼虫干重 - 饲前幼虫干重); I 为幼虫的取食量(即 $I =$ 饲前棉花叶片干重 - 饲后棉花叶片干重); F 为排泄物(粪便)干重; B 为试验期间幼虫的平均体重[即 $B = (\text{饲前幼虫干重} + \text{饲后幼虫干重})/2$]; t 为试验天数。

1.5 数据分析

以上所有数据均采用 Microsoft Excel、SPSS 22.0 统计软件进行数据处理及统计分析,并采用 Duncan 氏新复极差法比较不同处理间相关生物学参数的差异。

2 结果与分析

2.1 非选择性试验

接虫后 1 h,斜纹夜蛾 1 龄幼虫在‘GK19’‘Daiza 24’‘Daiza 24C’ 3 种棉花叶片上的取食选择率分别为 78%、74%、80%,后随时间延长呈逐渐上升趋势。第 6~12 h,1 龄幼虫在 3 种棉花叶片上的取食选择率均保持在 94% 以上。12 h 后,3 种棉叶上取食选择率逐渐下降。在非选择取食过程中,斜纹夜

蛾 1 龄幼虫对 3 个棉花品种叶片的取食选择率差异不显著($P > 0.05$) (图 1)。

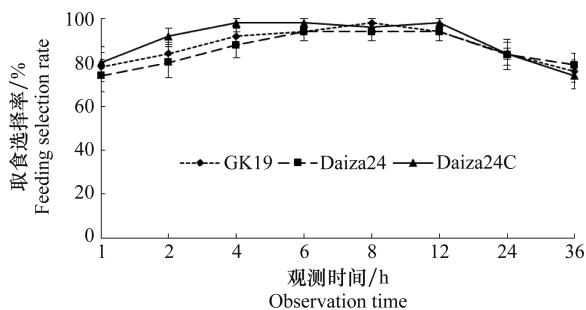


图 1 斜纹夜蛾 1 龄幼虫对不同种棉花的取食选择性

Fig. 1 Feeding preferences of the 1st-instar larvae of *Spodoptera litura* to different cotton cultivars

斜纹夜蛾 3 龄幼虫对‘GK19’和‘Daiza 24C’ 2 种棉叶的幼虫取食选择率均随时间延长逐渐上升,到第 8 h 时,‘Daiza 24C’上的幼虫取食选择率达到最高,为 87.5%,‘GK19’上的幼虫取食选择率则在第 12 h 达到最高,为 91.79%。幼虫对‘Daiza 24’的取食选择率在第 2 h 时达到峰值(80%)后呈现下降趋势(图 2),至第 24 h 时,对‘Daiza 24’的取食选择率与对照‘GK19’相比差异显著($P < 0.05$)。其余观测时间 3 个棉花品种间的取食选择率均差异不显著($P > 0.05$)。

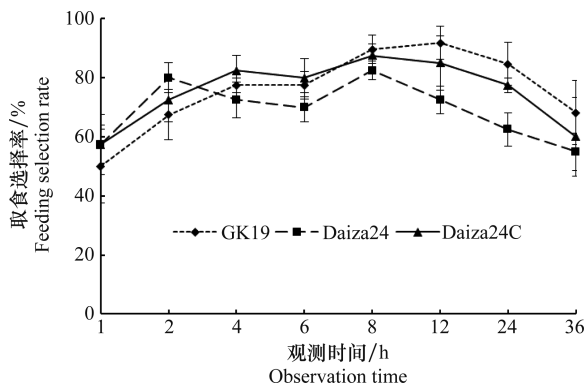


图 2 斜纹夜蛾 3 龄幼虫对不同种棉花的取食选择性

Fig. 2 Feeding preferences of the 3rd-instar larvae of *Spodoptera litura* to different cotton cultivars

分别用‘Daiza 24’饲喂斜纹夜蛾 1 龄和 3 龄幼虫 36 h 后,幼虫体重和取食叶面积均显著低于用‘GK19’和‘Daiza 24C’饲喂处理($P < 0.05$)。‘GK19’与‘Daiza 24C’两者间差异不显著($P > 0.05$) (表 1)。可见,斜纹夜蛾 1 龄和 3 龄幼虫在非选择性取食过程中,斜纹夜蛾幼虫虽大多停留在‘Daiza 24’叶片上,但取食量很少,表现出显著拒食现象。

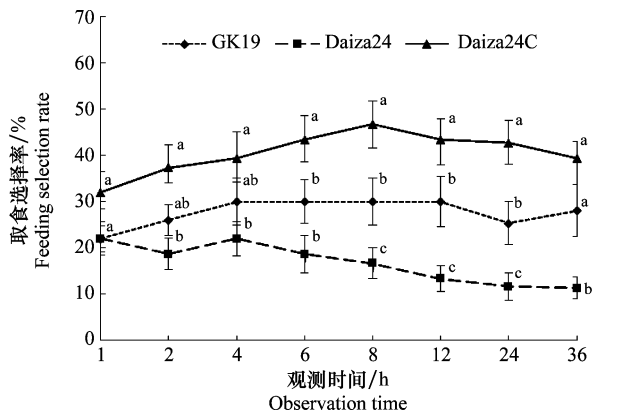
表 1 非选择性试验中斜纹夜蛾幼虫的虫重及取食叶片面积(36 h)¹⁾

品种 Cultivar	幼虫重/mg Larvae weight		取食面积/mm ² Feeding area	
	1 龄 1st-instar	3 龄 3rd-instar	1 龄 1st-instar	3 龄 3rd-instar
GK19	(0.50±0.07)a	(8.5±0.90)a	(8.30±0.34)a	(34.64±2.72)a
Daiza 24	(0.30±0.05)b	(6.1±0.40)b	(3.86±0.32)b	(15.40±2.23)b
Daiza 24C	(0.50±0.11)a	(8.2±0.40)a	(7.94±0.65)a	(33.24±5.24)a

1) 表中数据为平均值±标准误。同列数据后不同小写字母表示 0.05 水平上差异显著。下同。
Data in the table are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level. The same applies below.

2.2 选择性试验

由图 3 可见,接虫后 1 h,斜纹夜蛾 1 龄幼虫在 3 种棉叶上的取食选择率差异不显著($P>0.05$)。第 2~36 h,复合性状转基因棉‘Daiza 24’上的幼虫取食选择率呈逐渐下降趋势。‘Daiza 24C’上的幼虫取食选择率随时间的延长逐渐增加,到第 8 h 时达到最高值,为 46.7%,随后又逐渐下降。两者间差异显著($P<0.05$)。斜纹夜蛾在‘GK19’上的取食选择率介于两者之间。表明斜纹夜蛾 1 龄幼虫在取食过程中,对 3 种棉花叶片表现出显著的主动选择行为,选择



图中数据为平均值±标准误,不同字母表示同一观测时间下的取食选择率经Duncan氏新复极差法多重比较在0.05水平差异显著。下同
Data in the chart are mean±SE. Different letters indicate significant difference in feeding selection rate at the same time based on Duncan's new multiple range test ($P<0.05$). The same applies below

图 3 斜纹夜蛾 1 龄幼虫对 3 种棉花的取食选择性(选择性试验)
Fig. 3 Feeding preferences of the 1st-instar larvae of *spodoptera litura* to three cotton cultivars (Choice experiment)

顺序为‘Daiza 24C’>‘GK19’>‘Daiza 24’。

3 龄幼虫在‘Daiza 24’叶片上的取食选择率,随时间延长逐渐下降,在第 6~24 h,与在‘GK19’和‘Daiza 24C’叶片上的取食选择率差异显著($P<0.05$)。在‘GK19’和‘Daiza 24C’上的取食选择率随时间延长逐渐上升,到第 12 h 达到最高值,分别为 40.7%和 37.3%,随后下降,整个取食过程两者间差异不显著($P>0.05$)(图 4)。

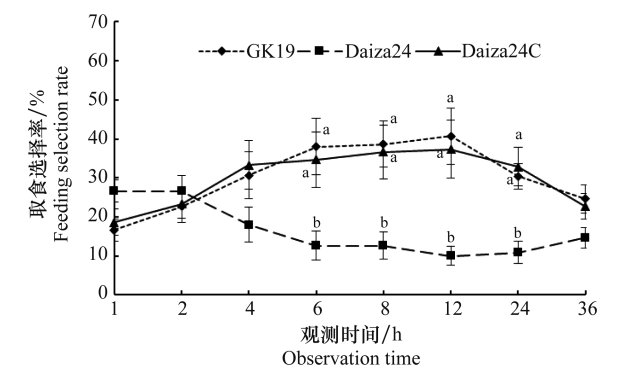


图 4 斜纹夜蛾 3 龄幼虫对 3 种棉花的取食选择性(选择性试验)
Fig. 4 Feeding preferences of the 3rd-instar larvae of *Spodoptera litura* to three cotton cultivars (Choice experiment)

由表 2 可见,斜纹夜蛾 1 龄和 3 龄幼虫对棉花‘Daiza 24’叶片的取食面积与‘GK19’和‘Daiza 24C’相比差异极显著($P<0.01$)。斜纹夜蛾幼虫趋向于选择‘GK19’和‘Daiza 24C’取食,对‘Daiza 24’表现极显著的忌避性。

表 2 选择性试验中斜纹夜蛾幼虫取食叶片面积及选择性指数¹⁾

品种 Cultivar	1 龄 1st-instar		3 龄 3rd-instar	
	取食面积/mm ² Feeding area	选择性指数 Preference index	取食面积/mm ² Feeding area	选择性指数 Preference index
GK19	(3.95±0.97)A	0.50	(18.45±2.27)A	0.48
Daiza24	(0.45±0.10)B	0.06	(2.47±0.50)B	0.06
Daiza24C	(3.47±0.34)A	0.44	(17.15±1.74)A	0.45

1) 表中数据为平均值±标准误。同列数据后不同大写字母表示 0.01 水平上差异显著。
The data in the table are mean±SE. Different uppercase letters in the same column indicate significant difference at 0.01 level.

2.3 营养代谢指标的测定

由表 3 可见,与‘GK19’和‘Daiza 24C’相比,‘Daiza 24’对斜纹夜蛾 3 龄幼虫的相对生长率、相对取食量、食物利用率、食物转化率、近似消化率各方

面营养指标均存在显著影响($P<0.05$)。表 4 显示,‘Daiza 24’对斜纹夜蛾 5 龄幼虫的相对生长率、相对取食量的影响显著($P<0.05$),但对其食物利用率、食物转化率、近似消化率影响不显著($P>0.05$)。

表 3 不同棉花品种叶片对斜纹夜蛾 3 龄幼虫营养指标的影响

Table 3 Effects of different cotton cultivars leaves on the nutrient indexes of the 3rd-instar larvae of <i>Spodoptera litura</i>					
品种 Cultivar	相对生长率 Relative growth rate	相对取食量 Relative feeding rate	食物利用率/% Food digestion efficiency	食物转化率/% Food conversion efficiency	近似消化率/% Approximate digestion rate
Daiza 24C	(0.17±0.06)a	(3.51±0.22)a	(4.71±0.01)a	(6.48±2.35)a	(75.20±3.44)b
Daiza 24	(0.01±0.01)b	(1.20±0.23)b	(0.15±0.35)b	(0.20±0.43)b	(85.35±3.04)a
GK19	(0.28±0.03)a	(4.39±0.58)a	(6.50±0.20)a	(8.89±0.38)a	(73.12±0.96)b

表 4 不同棉花品种叶片对斜纹夜蛾 5 龄幼虫营养指标的影响

Table 4 Effects of different cotton cultivars leaves on the nutrient indexes of the 5th-instar larvae of <i>Spodoptera litura</i>					
品种 Cultivar	相对生长率 Relative growth rate	相对取食量 Relative feeding rate	食物利用率/% Food digestion efficiency	食物转化率/% Food conversion efficiency	近似消化率/% Approximate digestion rate
Daiza 24C	(0.19±0.04)a	(1.44±0.22)a	(12.47±1.13)a	(13.84±1.28)a	(90.11±1.11)a
Daiza 24	(0.09±0.02)b	(0.99±0.06)b	(9.08±1.22)a	(9.85±1.21)a	(92.01±1.96)a
GK19	(0.22±0.01)a	(1.79±0.17)a	(12.30±0.54)a	(13.78±0.81)a	(89.48±1.96)a

3 讨论

在昆虫与植物长期的互作进程中,植株内产生的功能性代谢物质会对昆虫的行为、生理等各方面产生直接影响,并迫使其做出相应的生存策略调整,以提高其耐受性,从而顺利完成种群的繁衍^[23-26]。转 Bt 基因作物导致害虫表现出的拒食行为,会直接影响靶标害虫摄入 Bt 杀虫蛋白的量,最终影响其田间实际防治效果。本研究结果显示,强迫取食条件下,斜纹夜蛾 1 龄和 3 龄幼虫虽然大多数都停留在 3 种棉花叶片上,但对‘Daiza 24’棉叶取食面积最少,表现出了显著的拒食现象。表明斜纹夜蛾幼虫不仅能识别复合性状转基因棉叶片,还能主动规避含杀虫蛋白的棉花叶片。这与已报道的粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*、棉铃虫、亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*、烟芽夜蛾 *Helicoverpa assulta* 等鳞翅目昆虫能发现并规避含 Bt 蛋白的饲料和转基因植物的研究结果相一致^[17,27-29]。

在可选择条件下,斜纹夜蛾 1 龄幼虫对 3 种不同棉花叶片表现出显著的主动选择性。即 1 龄幼虫优先选择常规棉‘Daiza 24C’,其次选择转基因棉花。这可能由于 1 龄幼虫对 Bt 蛋白的反应相对比较敏感,会优先选择对自身无毒害的食物,其次选择

毒素含量少的食物。而 3 龄幼虫在第 1~2 h 时,对‘Daiza 24’的选择性最高,‘GK19’和‘Daiza 24C’次之。2 h 后才逐渐转向选择‘GK19’和‘Daiza 24C’取食。这可能是 3 龄幼虫取食量和虫体较大,取食转 Bt 基因作物后,当体内的 Bt 蛋白量积累到一定阈值,才会做出相应的行为反应。相关研究表明,斜纹夜蛾和棉铃虫取食含 Bt 杀虫蛋白的饲料和作物后,对低龄幼虫的爬行能力和扩散均具有明显的控制作用,但对高龄幼虫的控制作用不大,甚至还有利于其扩散,低龄幼虫比高龄幼虫表现更敏感^[18,30-31],这与本研究结果比较一致。‘Daiza 24’对 3 龄斜纹夜蛾幼虫的相对生长率、相对取食量、食物利用率、食物转化率、近似消化率各项营养代谢指标均存在显著影响,而对 5 龄斜纹夜蛾幼虫,除相对生长率和相对取食量外,其他 3 项营养代谢指标影响不显著。

复合性状转基因抗虫棉对斜纹夜蛾幼虫的取食行为及肠道的吸收、营养转化均产生了显著影响,从而直接影响其幼虫的生长、繁育。但随虫龄的不断升高,影响作用趋向减弱。相关研究结果表明,斜纹夜蛾 3 龄幼虫取食表达 *Cry1ac*+*Cry2ab* 双价抗虫棉死亡率仅为 30%~35%,4 龄和 5 龄幼虫可全部存活^[32]。由于斜纹夜蛾寄主广泛,3 龄后分散为害,

转移能力强。相邻非转 Bt 基因寄主作物上生长发育的斜纹夜蛾高龄幼虫很有可能迁移到 Bt 棉田内进行为害,这将会大大降低其对斜纹夜蛾的控制效果,增加了 Bt 抗性的上升几率。因此应针对不同生态区的作物布局制定相应的预警和防治策略,运用 IPM 理论进行害虫综合治理,从而更好地发挥新型转基因抗虫棉的控害效果。

参考文献

- [1] WU Kongming, LU Yanhui, FENG Hongqiang, et al. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton [J]. *Science*, 2008, 321(5896): 1676–1678.
- [2] WAN Peng, HUANG Yunxin, TABASHNIK B E, et al. The halo effect: suppression of pink bollworm on non-Bt cotton by Bt cotton in China [J/OL]. *PLoS ONE*, 2012, 7(7): e42004. DOI: 10.1371/journal.pone.0042004.
- [3] CHRISTOU P, CAPELL T, KOHLI A, et al. Recent developments and future prospects in insect pest control in transgenic crops [J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(6): 302–308.
- [4] WAN Peng, WU Kongming, HUANG Minsong, et al. Seasonal pattern of infestation by pink bollworm *Pectinophora gossypiella* (Saunders) in field plots of Bt transgenic cotton in the Yangtze River Valley of China [J]. *Crop Protection*, 2004, 23(5): 463–467.
- [5] WAN Peng, HUANG Yunxin, WU Huaiheng, et al. Increased frequency of pink bollworm resistance to Bt toxin Cry1Ac in China [J/OL]. *PLoS ONE*, 2012, 7(1): e29975. DOI: 10.1371/journal.pone.0029975.
- [6] LU Yanhui, WU Kongming, JIANG Yuying, et al. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China [J]. *Science*, 2010, 328(5982): 1151–1154.
- [7] 余月书, 康晓霞, 陆宴辉, 等. 转 Bt 基因棉对斜纹夜蛾种群增长的影响[J]. *江苏农业学报*, 2004, 20(3): 169–172.
- [8] WAN Peng, WU Kongming, HUANG Minsong, et al. Population dynamics of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) on Bt cotton in the Yangtze River Valley of China [J]. *Environmental Entomology*, 2008, 37(4): 1043–1048.
- [9] 国际农业生物技术应用服务组织. 2019 年全球生物技术/转基因作物商业化发展态势[J]. *中国生物工程杂志*, 2021, 41(1): 114–119.
- [10] 许冬, 郭建明, 丛胜波, 等. 复合性状转基因棉花杀虫蛋白表达量及对 4 种鳞翅目害虫的抗性[J]. *棉花学报*, 2016, 28(5): 478–484.
- [11] LI Lebin, ZHU Yi, JIN Shuangxia, et al. Pyramiding Bt genes for increasing resistance of cotton to two major lepidopteran pests: *Spodoptera litura* and *Heliothis armigera* [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(10): 2717–2727.
- [12] NI Mi, MA Wei, WANG Xiaofang, et al. Next-generation transgenic cotton: pyramiding RNAi and Bt counters insect resistance [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(9): 1204–1213.
- [13] SUSHMITA K, RAMESH B, PATTANAYAK D, et al. Gene pyramiding: a strategy for insect resistance management in Bt transgenic crops [J]. *Indian Journal of Biotechnology*, 2016, 15: 283–291.
- [14] STAPEL J O, WATERS D J, RUBERSON J R, et al. Development and behavior of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in choice tests with food substrates containing toxins of *Bacillus thuringiensis* [J]. *Biological Control*, 1998, 11(1): 29–37.
- [15] MEN Xingyuan, GE Feng, YARDIM E N, et al. Behavioral response of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) to cotton with and without expression of the Cry1Ac δ -endotoxin in protein of *Bacillus thuringiensis* Berliner [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2005, 18(1): 33–50.
- [16] HUANG Fangneng, BUSCHMAN L L, HIGGINS R A. Larval feeding behavior of Dipel-resistant and susceptible *Ostrinia nubilalis* on diet containing *Bacillus thuringiensis* (Dipel ES-TM) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2001, 98(2): 141–148.
- [17] LI Yuanxi, GREENBERG S M, LIU Tongxian. Orientation behavior, development and survival of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on cotton expressing Cry1Ac and Cry2Ab and conventional cotton [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2007, 20(5): 473–488.
- [18] ZHANG Jihong, WANG Chenzhu, QIN Junde, et al. Feeding behavior of *Helicoverpa armigera* larvae on insect-resistant transgenic cotton and non-transgenic cotton [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2004, 128(3): 218–225.
- [19] 陈其津, 李广宏, 庞义. 饲养五种夜蛾科昆虫的一种简易人工饲料[J]. *应用昆虫学报*, 2000, 37(6): 325–327.
- [20] 张云慧, 张智, 刘杰, 等. 草地贪夜蛾对田间禾本科杂草的产卵和取食选择性[J]. *植物保护*, 2021, 47(1): 117–122.
- [21] 汤清波, 王琛柱. 一种测定鳞翅目幼虫取食选择的方法——叶碟法及其改进和注意事项[J]. *昆虫知识*, 2007, 44(6): 912–915.
- [22] 唐庆峰, 房敏, 姚领, 等. 取食玉米不同组织对草地贪夜蛾生长发育及营养指标的影响[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 24–27.
- [23] DERMAUW W, PYM A, BASS C, et al. Does host plant adaptation lead to pesticide resistance in generalist herbivores? [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2018, 26: 25–33.
- [24] KARMAKAR P, PAL S. Influence of temperature on food consumption and utilization parameters of the common cutworm, *Spodoptera litura* (Fab.) (Lepidoptera: Noctuidae)

- [J]. Journal of Entomology & Zoology Studies, 2017, 92 (55): 92–95.
- [25] CAI Hongjiao, BAI Yan, WEI Hui, et al. Effects of tea saponin on growth and development, nutritional indicators, and hormone titers in diamondback moths feeding on different host plant species [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2016, 131: 53–59.
- [26] PHAM T A, HWANG S Y. High temperatures reduce nutrients and defense compounds against generalist *Spodoptera litura* F. in *Rorippa dubia* [J]. Arthropod-Plant Interactions, 2020, 14(3): 333–344.
- [27] GORE J, LEONARD B R, CHURCH G E, et al. Behavior of bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on genetically engineered cotton [J]. Economic Entomology, 2002, 95: 763–769.
- [28] 王冬妍, 王振营, 何康来, 等. 转 Bt 基因抗虫玉米对亚洲玉米螟幼虫取食行为的影响[J]. 昆虫知识, 2005, 42(3): 270–274.
- [29] PARKER C D, LUTTRELL R G. Interplant movement of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in pure and mixed plantings of cotton with and without expression of the Cry1Ac delta-endotoxin protein of *Bacillus thuringiensis* Berliner [J]. Journal of Economic Entomology, 1999, 92(4): 837–845.
- [30] 朱慧萍, 宋新元, 张明, 等. 亚洲玉米螟幼虫在抗虫和耐除草剂转基因玉米上取食行为的变化[J]. 沈阳农业大学学报, 2010, 41(2): 206–209.
- [31] 王桂花, 赵庆杰, 吕宝乾, 等. 取食 Bt 蛋白对棉铃虫和斜纹夜蛾幼虫爬行能力的影响[J]. 热带作物学报, 2014, 35(7): 1409–1415.
- [32] VENKATESH Y N, PRASAD N V V S D, RAMESH K B, et al. Growth and development of *Spodoptera litura* (Fab.) on dual toxin transgenic Bt cotton [J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2017, 6(10): 2204–2214.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 97 页)

- [20] 蒋兴川, 谢兴伟, 董文霞, 等. 甘蔗和玉米不同生育时期叶片挥发物组成及其对亚洲玉米螟的电生理活性[J]. 植物保护, 2014, 40(3): 10–19.
- [21] SUN Xiao, LIU Zhuang, ZHANG Aijun, et al. Electrophysiological responses of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis*, to rice plant volatiles [J/OL]. Journal of Insect Science, 2014, 14: 70. DOI: 10.1093/jis/14.1.70.
- [22] 李祥, 张小娇, 肖春, 等. 不同性别和交配状态的马铃薯块茎蛾对马铃薯挥发物的触角电位反应[J]. 中国农业科学, 2021, 54(3): 547–555.
- [23] KAMALA JAYANTHI P D, KEMPRAJ V, AURADE R M, et al. Specific volatile compounds from mango elicit oviposition in gravid *Bactrocera dorsalis* females [J]. Journal of Chemical Ecology, 2014, 40(3): 259–266.
- [24] 严善春, 杨慧, 高璐璐, 等. 落叶松挥发物及 7 种药剂对兴安落叶松鞘蛾嗅觉和产卵反应的影响[J]. 林业科学, 2008, 44(12): 83–87.
- [25] 周强, 徐涛, 张古忍, 等. 虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱的驱避作用[J]. 昆虫学报, 2003, 46(6): 739–744.
- [26] ZHANG Qinghe, SCHLYTER F, ANDERSON P. Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle, *Ips typographus* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1999, 25(12): 2847–2861.
- [27] SUCKLING D M, GIBB A R, DALY J M, et al. Behavioral and electrophysiological responses of *Arhopalus tristis* to burnt pine and other stimuli [J]. Journal of Chemical Ecology, 2001, 27(6): 1091–1104.
- [28] BRUCE T J, WADHAMS L J, WOODCOCK C M. Insect host location: a volatile situation [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(6): 269–274.
- [29] 钟永志, 谢明惠, 林璐璐, 等. 草地贪夜蛾对氧化芳樟醇的趋性[J]. 植物保护, 2020, 46(4): 178–180.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 103 页)

- [13] 班军梅, 缪启龙, 李雄. 西南地区近 50 年来气温变化特征研究[J]. 长江流域资源与环境, 2006(3): 346–351.
- [14] 张楠, 苗春生, 邵海燕. 1951—2007 年华北地区夏季气温变化特征[J]. 气象与环境学报, 2009, 25(6): 23–28.
- [15] 高蓉, 郭忠祥, 陈少勇, 等. 近 46 年来中国东部季风区夏季气温变化特征分析[J]. 地理科学, 2009, 29(2): 255–261.
- [16] CHEN W Q, WU L R, LIU T G, et al. Race dynamics, diversity, and virulence evolution in *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the causal agent of wheat stripe rust in China from 2003 to 2007 [J]. Plant Disease, 2009, 93(11): 1093–1101.
- [17] 马占鸿, 石守定, 姜玉英, 等. 基于 GIS 的中国小麦条锈病菌越冬区气候区划[J]. 植物病理学报, 2004(5): 455–462.
- [18] 王吉庆, 陆家兴, 刘守俭. 甘肃地区小麦条锈病菌越冬规律的初步研究[J]. 植物病理学报, 1965, 8(1): 1–9.
- [19] 邹亚飞. 我国小麦白粉病越冬区划分[D]. 北京: 中国农业科学院, 2015.

(责任编辑: 杨明丽)