

DOI: 10.5846/stxb201402160266

李娜, 张娟, 刘永健, 张豹, 熊建喜, 王佩玲, 吕昭智. 新疆北部棉铃虫寄主来源与转基因棉区庇护所评估. 生态学报, 2015, 35(19): - .
Li N, Zhang J, Liu Y J, Zhang B, Xiong J X, Wang P L, Lü Z Z. Analysis of Larval host types of Cotton Bollworm (*Helicoverpa armigera*) Populations for Evaluation of Bt Refuges in Northern Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19): - .

新疆北部棉铃虫寄主来源与转基因棉区庇护所评估

李 娜¹, 张 娟⁴, 刘永健², 张 豹³, 熊建喜³, 王佩玲^{1,*}, 吕昭智⁴

1 石河子大学农学院植保系, 石河子 832003

2 147 团农业科植保站, 147 团 832045

3 121 团农机推广站, 121 团 832066

4 中国科学院新疆生态与地理研究所, 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐 830011

摘要:在转 Bt 抗虫棉长期大规模种植后, 棉铃虫对其存在抗性风险, 庇护所是延缓抗性上升的策略之一。但在新疆北部转基因棉区, 庇护所提供敏感棉铃虫的生态功能尚未见评估。2013 年 5—9 月期间在新疆北部石河子地区 147 团、121 团利用棉田边缘的智能测报灯收集棉铃虫成虫, 应用碳稳定同位素技术从群体水平(混合翅膀)分析虫源性质, 从个体水平(雌蛾翅膀和对应精包)确定交配类型; 同时通过解剖雌性棉铃虫体内的精包数量评估交配频率。结果表明: 来源于 C_4 植物的棉铃虫主要出现在 5 月下旬和 8—9 月期间, 比例占到 50% 左右; 6—7 月接近 100% 的棉铃虫来自于 C_3 植物上; 经测定不同寄主来源棉铃虫的有效交配比例为 10% 左右; 两个地方的棉铃虫交配频率一般在 0.9—2.1 次, 但 121 团的第一代和第二代均高于 147 团。玉米是新疆北部地区重要的庇护所, 但 C_3 和 C_4 来源棉铃虫共存的时间比较短, 有效交配比例相对较低, 影响了庇护所的抗性稀释能力。在新疆北部转基因棉区的抗性管理中不仅要考虑庇护所提供敏感棉铃虫数量大小, 同时需要考虑有效交配比率, 这将帮助我们深刻理解庇护所生态功能。

关键词:碳稳定同位素技术; 棉铃虫; 害虫抗性管理; 庇护所

Analysis of Larval host types of Cotton Bollworm (*Helicoverpa armigera*) Populations for Evaluation of Bt Refuges in Northern Xinjiang

LI Na^{1,2}, ZHANG Juan², LIU Yongjian³, ZHANG Bao⁴, XIONG Jianxi⁴, WANG Peiling^{1,*}, LÜ Zhaozhi²

1 Department of Plant Protection, College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi 832003, China

2 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

3 The 121th Production and Construction Crops Agricultural Technology Extension Station, 121th 832066, China

4 The 147th plant protection station of Agricultration Department, 147th 832045, China

Abstract: Transgenic cotton, expressing an insecticidal toxin from *Bacillus thuringiensis* (Bt cotton), has been widely cultivated for a long period in some areas of China. Therefore, there is the potential for the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*, to develop resistance to Bt cotton toxins. The United States Environmental Protection Agency (US EPA) is rethinking the requirement for some regions to delay developing natural refuge crops where Bt cotton growth has been highly successful. The policy of establishing refuges was intended to delay pest population development of Bt-toxin resistance. Bt cotton is widely grown in Xinjiang Province, which is the largest cotton-producing area in China, but no studies have been conducted on potential refuges in this region of China. In recent years, stable carbon isotope techniques ($\delta^{13}C$) have been

基金项目:国家国际科技合作专项(2011DFA33170); 中国科学院院地合作专项(XBJ-2011-029)

收稿日期:2014-02-16; **网络出版日期:**2014-12-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangpl169@126.com

used to identify the larval host-types (i.e., whether the hosts are C_3 or C_4 plants) of cotton bollworm. These methods have been used to evaluate the Bt refuge function of non-cotton crops.

In this study, intelligent forecast light traps were established to collect adult cotton bollworms from May to September 2013, from the 147th and 121st regiments of the Shihezi reclamation area located in northern Xinjiang. The captured moths were placed into bottles and preserved in 95% alcohol until analysis. At each of the sites, 30 male cotton bollworms were selected on the day of capture, and their wings were combined into bulked samples to analyze their host type (C_3 or C_4) using $\delta^{13}C$ analysis. A total of 23 bulked samples from the 147th regiment and 25 bulked samples from the 121st regiment were tested. The proportions of C_3 and C_4 hosts were calculated according to a standard curve constructed in 2012. Approximately 50% of cotton bollworms were derived from C_4 hosts, and approximately 50% from C_3 hosts in late May and from early August to September. From June to July, 100% of cotton bollworms were derived from C_4 hosts. To evaluate the mating frequency of cotton bollworms at the two sites, we selected 210 anatomically adult females in the 1st and 2nd generations from the 147th and 121st regiments. The percentage of effective mating between the two larval host-types (C_3 and C_4) was approximately 10%. Mating frequency ranged from 0.9 to 2.1 per adult female at the two sites, and was higher at the 121st regiment site than at the 147th regiment site. Maize is considered to be the most important natural refuge for Bt-susceptible cotton bollworms in northern Xinjiang, since maize is the main C_4 host plant in this area. Thus, maize may provide refuges for susceptible cotton bollworms in the autumn of one year and the spring of the following year. There is a short period in which cotton bollworms derived from C_3 and C_4 hosts simultaneously co-exist, and there is a very small percentage of effective mating between cotton bollworms derived from C_3 and C_4 hosts. This will affect the capacity to dilute the Bt-resistance in cotton bollworms, and may be related to the non-synchronization of C_3 and C_4 crops and male and female cotton bollworms.

Key Words: Carbon stable isotope; *Helicoverpa armigera*; Insect resistance management; Refuge

转 Bt (*Bacillus thuringiensis*) 抗虫棉自 1997 年在我国商业化种植以来, 对我国棉区棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 种群数量和危害有很大的抑制作用^[1-3], 但在转 Bt 抗虫棉大面积使用推广过程中, 存在着一系列潜在的环境安全问题, 尤其是害虫对 Bt 毒蛋白的抗性风险^[4-7]。为了有效地延缓 Bt 抗性上升, Bt 毒蛋白在转基因作物中高效表达、双价基因及庇护所等技术和策略已经在生产中实施与推广^[8]。

庇护所是在田间应用比较成功的抗性治理策略之一^[9-11]。美国、澳大利亚等国家普遍采用庇护所的方法进行抗性治理^[9], 种植户必须种植一定比例的非转基因抗虫棉或其它作物作为棉铃虫的庇护所: (1) 在转基因棉田中设立 4% 面积的常规棉且不使用杀虫剂; (2) 80% 的转 Bt 抗虫棉与 20% 的使用农药的常规棉^[9, 12-14]。在我国黄河流域和长江流域抗虫棉区, 实施的“零庇护所策略”^[15], 农田多样的种植结构玉米、小麦、大豆和花生等寄主作物可培育敏感的棉铃虫, 从而起到天然庇护所作用^[16-18]。

如何在农田景观尺度上分辨不同比例虫源 (特别是来源于抗虫棉与庇护所) 是评估和设计庇护所的核心。稳定同位素技术为农田系统中多食性害虫虫源分析提供了有效的途径, 特别是幼虫期的寄主来源不同。棉铃虫成虫的碳稳定性同位素数据可以反映棉铃虫幼虫取食寄主类型: 取食 C_3 植物 (棉花) 与 C_4 植物 (常见为玉米) 的棉铃虫翅具有不同范围的 $\delta^{13}C$ 值, 两者之间并无重叠区域^[19]。Baker^[20] 采用碳稳定性同位素证实了澳大利亚来自于 C_4 植物的棉铃虫达到 50% 以上, 同时也证明了来自于棉花和庇护所的棉铃虫之间的交配是随机的。叶乐夫^[21-22] 通过碳稳定同位素技术分析了河北棉区第三代棉铃虫来源于 C_4 植物 (玉米) 的比例为 40.5%—56.8%, 但是来自于 C_4 植物的棉铃虫与来自于 C_3 植物的在时间上存在着交配非同步性^[21]; 越冬代棉铃虫来自于 C_3 和 C_4 植物的比例也是接近的, 但实验中测定棉铃虫的数量是比较有限的^[22]。新疆绿洲岛屿化分布、作物景观均质 (很多区域 70% 以上是棉花)、耕作制度单一, 在一定程度上决定了抗性风险高于内地以小农户种植为主的抗虫棉地区, 已有研究表明了新疆部分区域棉铃虫的抗性基因频率呈上升趋势^[23], 可见

庇护所评估问题对该地区抗性治理尤为迫切。

转基因抗虫棉在新疆种植已有 10 余年,国内对新疆地区棉铃虫抗性监测、潜在庇护所评估等研究相对较少^[24-27]。本试验以棉铃虫抗性管理的生态学措施为背景,以棉铃虫寄主来源和交配选择为研究主线,评估新疆北部农田系统对棉铃虫抗性管理。

1 材料与方法

1.1 试验地点

选择新疆北部石河子地区的 147 团和 121 团两个试验点,两地点相距 60 km。147 团(86°6'E,44°35'N)棉花占总耕地面积的 80%,玉米多为 10—20 hm²为种植单元,占总耕地面积的 5%;121 团(85°35'E,44°49'N)棉花占耕地面积的 90%,玉米主要以条带方式在棉田边缘种植(宽度为 1.5 m),占耕地面积的 2%。

1.2 试验方法

1.2.1 收集方法

采用频振式杀虫灯(佳多频振式杀虫灯 PS-15-2,佳多科工贸有限责任公司,河南省鹤壁市)诱集棉铃虫成虫。于 2013 年 5 月—9 月在越冬代、第一代、第二代棉铃虫成虫发生期分别收集 147 团棉铃虫成虫,每代棉铃虫各收集 7 次,每隔 2 天采集一次,每个收集日内诱集到的棉铃虫成虫浸泡在 95%酒精里,贴好标签带回实验室进行取样。121 团设备故没有收集越冬代棉铃虫,在第一代、第二代棉铃虫发生期每天都进行收集。棉铃虫动态监测数据来自 147 团测报站。

1.2.2 棉铃虫雌性生殖系统解剖及测试样品准备

挑取每代棉铃虫每个收集日期内的雌蛾 30 头,解剖生殖系统,拨出交配囊,挑出精包,再将每个雌蛾的左前翅和精包一一对应,放入 1.5 mL 的离心管中,在 95%的酒精里进行保存,做好标记备用。

挑取每代棉铃虫每个收集日期内的雄蛾,每个日期内均取 50 头雄蛾的左前翅混合成一个样品放入 5 mL 的离心管中,在 95%的酒精里进行保存备用。

1.2.3 碳稳定同位素检测

(1) 测定仪器

本实验所测定的样品统一编号送北京巴斯特防治荒漠化科技研究所进行碳稳定同位素测定。

碳稳定同位素比值测定仪器:主机型号:DELTA V Advantage 同位素比率质谱仪(Isotope Ratio Mass Spectrometer)元素分析仪(Thermo Fisher Scientific, Inc., USA.)

研磨样品使其均匀,样品在元素分析仪中高温燃烧后生成 CO₂,质谱仪通过检测 CO₂的¹³C 与¹²C 比率,并与国际标准物(Pee Dee Belemnite 或 PDB)比对后计算出样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 比率值。测定精度: $\delta^{13}\text{C}$: $\pm <0.1\%$ 。

(2) 棉铃虫虫源性质测定

单个测样的样本较多,测试费用昂贵,因此采用群体测样的方法对所取的每个收集日期的雄蛾混合翅进行碳稳定同位素分析。

(3) 标准曲线的制作方法

将初孵化的棉铃虫幼虫分别移入常规棉花(C₃作物)和玉米(C₄作物)上,在这些植物上饲养为蛹,将蛹分别收集并等待羽化为蛾,在两种植物上各取 250 头成虫,分别取左前翅,按照 C₃:(C₃+C₄)=0%;25%;50%;75%;100%的比例混合,分析这 5 个混合样的碳稳定性同位素值,绘制棉铃虫翅的碳稳定性同位素校准曲线。来自于不同寄主的棉铃虫翅的混合比例如下:

- 1) 比例 0%:来自于 C₃植物的棉铃虫翅 0 只,来自于 C₄植物的棉铃虫翅 100 只;
- 2) 比例 25%:来自于 C₃植物的棉铃虫翅 25 只,来自于 C₄植物的棉铃虫翅 75 只;
- 3) 比例 50%:来自于 C₃植物的棉铃虫翅 50 只,来自于 C₄植物的棉铃虫翅 50 只;
- 4) 比例 75%:来自于 C₃植物的棉铃虫翅 75 只,来自于 C₄植物的棉铃虫翅 25 只;

5) 比例 100%: 来自于 C_3 植物的棉铃虫翅 100 只, 来自于 C_4 植物的棉铃虫 0 只。

(4) 不同植物来源棉铃虫交配

根据 1.2.3.2 所群体所测定的棉铃虫的虫源性质, 选择 147 团 C_4 来源比例大的 5 月 20 日、7 月 30 日、8 月 5 日的雌蛾, 再分别单个测定已经解剖好的 (见 1.2.2) 30 头棉铃虫雌蛾左前翅和对应精包的 $\delta^{13}C$ 值, 明确雌蛾和与其交配雄蛾的寄主来源, 即可得棉铃虫的不同交配类型比例, 类型分为 C_3 (雌) * C_3 (雄); C_3 (雌) * C_4 (雄); C_4 (雌) * C_3 (雄); C_4 (雌) * C_4 (雄), 测定方法见 1.2.3.1, 测试结果参考 Gould^[19] 以及叶乐夫^[21-22] 等对棉铃虫成虫翅的测定数据, 来自 C_4 植物寄主 (如玉米、高粱等) 的稳定同位素比值位于 (-17.013) — (-12.382) 范围, 来自于 C_3 植物 (如棉花、小麦等) 稳定同位素比值位于 (-31.061) — (-22.759) 范围。

(5) 棉铃虫交配频率监测

棉铃虫交配囊内精包柄有几根表明交配几次^[28], 如果精包柄被拉断, 即可撕开交配囊体, 检查精包残体数, 记录棉铃虫交配次数。

1.3 数据处理

应用 Microsoft Office Excel2003、Origin8.5 处理图形和回归方程; 交配频率 = 雌成虫总交配次数/雌成虫总量

2 结果与分析

2.1 棉铃虫田间动态

棉铃虫在新疆北部每年发生 3 代。2006—2012 年蛾的平均值表明: 越冬代成虫发生期为 5 月 6 日—6 月 10 日, 高峰期在 5 月 23 日左右; 第一代成虫发生期为 6 月 15 日—7 月 15 日, 高峰期在 6 月 28 日左右; 第二代成虫发生期为 7 月 20 日—9 月 10 日, 高峰期在 8 月 5 日左右。2013 年智能测报灯下棉铃虫成虫数量动态, 高峰期分别为: 越冬代在 5 月 20 日, 第一代在 6 月 30 日, 第二代在 8 月 6 日 (见图 1)。

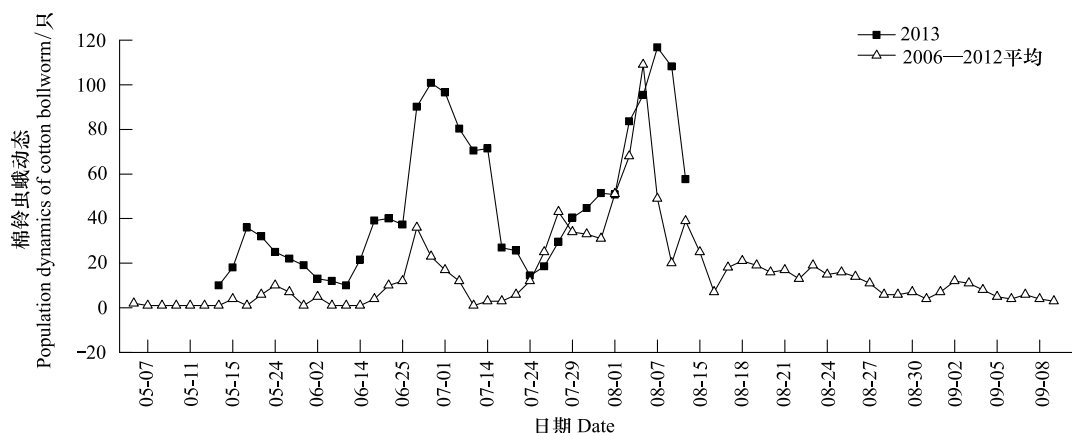


图 1 147 团年棉铃虫成虫种群动态图

Fig.1 Population dynamics of *H.armigera* in 147th in Northern Xinjiang

2.2 棉铃虫虫源分析

2.2.1 标准曲线的计算结果

所建立的标准曲线为: $y = -11.04 - 0.13x$ ($R^2 = 0.9824$, $P < 0.0001$), y 是每个日期内群体样所测定 $\delta^{13}C$ 值, x 是 C_3 所占的比例 (见图 2)。将群体所测定的值 (y) 代入此方程, 便能计算出来源 C_3 植物棉铃虫的比例 (x)。

2.2.2 棉铃虫的虫源性质

2013 年在 6 月 1 日—7 月 26 日之间 147 团和 121 团棉铃虫均为 C_3 来源比例高达 95%, C_4 比例较少 (5%), 6 月 16 日棉铃虫 C_4 来源比例为 54.46%。在 5 月下旬, 147 团棉铃虫 C_4 来源比例为 46.29%, C_3 来源比

例为 53.71%; 在 8 月上旬: 147 团 C_4 来源的比例 58.10%, C_3 比例 41.90% 和 9 月份 C_4 来源比例 53.74%, C_3 比例 46.26%, 均是 C_3 和 C_4 比例相当, 而 121 团 C_3 来源比例为 95.69%, C_4 比例为 4.31% (见图 3)。

2.3 棉铃虫交配选择

2.3.1 不同寄主来源棉铃虫交配选择

147 团棉铃虫交配情况如图 4 所示, 2013 年 5 月 20 日 (图 4-a) C_3 来源比例为 75.8%, C_4 来源比例为 24.2% ($C_3:C_4$ 比例接近 3:1), 而棉铃虫 C_4 来源和 C_3 来源的交配比例为 8.89%, C_4 和 C_4 来源交配比例为 2.22%, 同为 C_3 来源的交配比例为 88.89%。7 月 30 日 (图 4-b) 棉铃虫 C_3 来源比例为 46.33%, C_4 来源比例为 53.67% ($C_3:C_4$

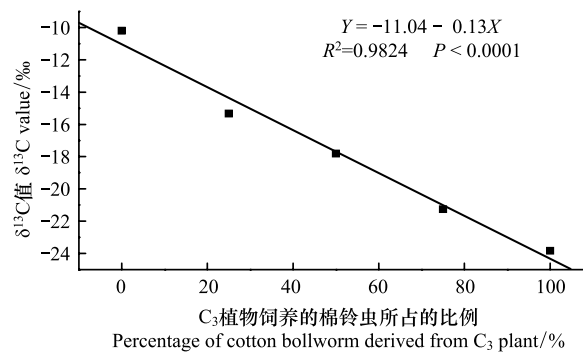


图 2 棉铃虫翅的碳稳定性同位素校准曲线

Fig.2 Calibration curves for the percentage of C3 vs. C4-derived *H. armigera* moths

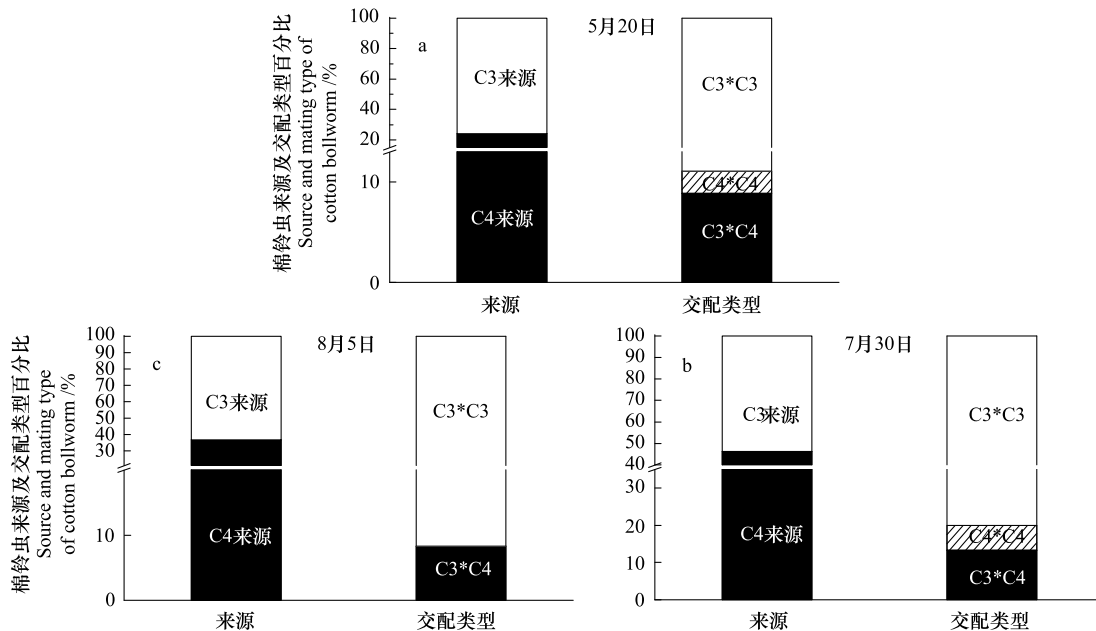


图 3 2013 年新疆北部地区田间棉铃虫成虫 C_3 比例

Fig.3 Percentage of *H. armigera* adults derived C_3 hosts in the fields in Northern Xinjiang in 2013

比例接近 1:1), 而棉铃虫 C_4 来源和 C_3 来源的交配比例为 13.33%, C_4 和 C_4 来源交配比例为 6.67%, 同为 C_3 来源的交配比例为 80.00%; 8 月 5 日 (图 4-c) 棉铃虫, C_3 来源比例为 36.74%, C_4 来源比例为 63.26%, ($C_3:C_4$ 比例接近 1:1.5), 而棉铃虫 C_4 来源和 C_3 来源的交配比例为 8.33%, 同为 C_3 来源的交配比例是 91.66%。

2.3.2 棉铃虫交配频率

2013 年新疆北部石河子地区两试验点棉铃虫交配频率如下: 第一代、第二代棉铃虫, 121 团棉铃虫交配频率均高于 147 团, 121 团第一代棉铃虫平均交配频率为 1.43 ± 0.40 次 $\cdot$ 头 $^{-1}$, 147 团棉铃虫平均交配频率为 1.0 ± 0.56 次 $\cdot$ 头 $^{-1}$; 第二代棉铃虫 121 团棉铃虫平均交配频率为 2.13 ± 0.31 次 $\cdot$ 头 $^{-1}$, 147 团棉铃虫平均交配频率为 0.93 ± 0.21 次 $\cdot$ 头 $^{-1}$ (见表 1)。

147 团和 121 团, 在棉铃虫的发生期, 一般在高峰期交配频率可达到最大, 但 147 团第二代高峰期 8 月 5 日例外, 147 团越冬代高峰期 5 月 23 日为 2.8 次/头; 第一代高峰期 7 月 3 日为 2 次/头; 第二代 7 月 24 日最大为 2.2 次/头, 高峰期 8 月 5 日为 1.1 次/头。121 团第一代雌蛾有两个高峰期为 6 月 26 日为 1.9 次/头和 7 月 2 日为 2.3 次/头, 第二代棉铃虫的交配最高可达 2.8 次/头 (见图 5)。

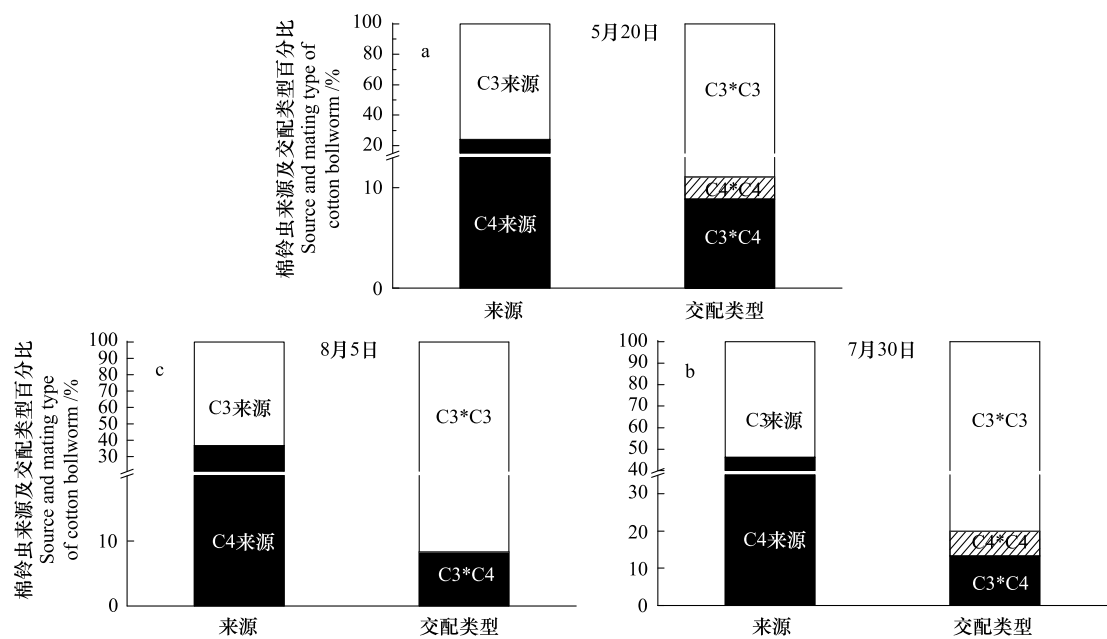


图 4 田间不同来源棉铃虫的交配情况

Fig.4 Mating of *H.armigera* from different host plant in the fields

表 1 棉铃虫交配频率

Table 1 Mating frequency of the adult of *H.armigera*

代别 Generations	地点 Sites	交配频率(次/头) Mating frequency
越冬代 Overgeneration	147 团	1.73±0.65
第一代 1 st generation	121 团	1.43±0.40
	147 团	1.00±0.56
第二代 2 nd generation	121 团	2.13±0.31
	147 团	0.93±0.21

数值为平均值±标准误

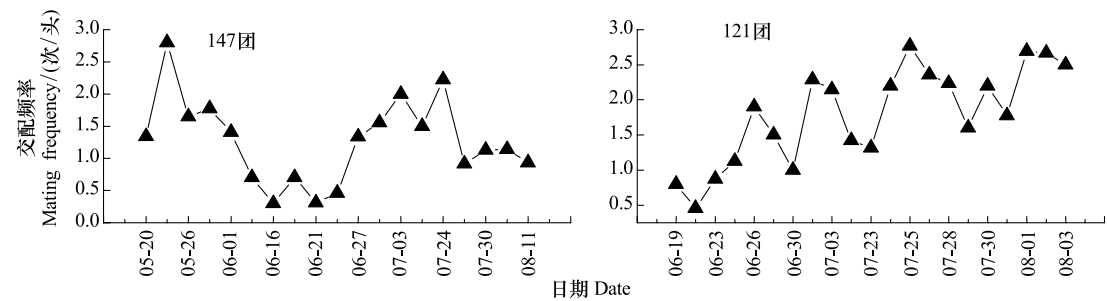


图 5 棉铃虫交配频率动态图

Fig.5 Dynamics of mating frequency of *H.armigera*

3 讨论

(1) 棉铃虫迁飞性与其虫源性质

Head 研究表明:在美国棉区五个州阿肯色州、密西西比、格鲁吉亚、北卡罗莱纳州、路易斯安那州来源于 C_4 植物的棉铃虫主要出现在 6 月中旬到 7 月中旬^[29], Gould 研究表明:在路易斯安那州棉铃虫来源于 C_4 植物主要出现在 5 月、8 月和 9 月^[19], 结果不同可能与当年棉铃虫存在迁飞有关。本试验结果表明:在 2013

年新疆北部棉区 147 团来源 C_4 植物的棉铃虫主要出现在 5 月、8 月和 9 月, 尽管 121 团没有越冬代的数据, 但在 6—7 月期间, 棉铃虫寄主来源与 147 团相似, C_4 的比例很少, 小于 5%。在新疆北部棉区玉米主要在次年 5 月和当年 8、9 月为棉铃虫提供庇护所, 在 6—7 月间玉米庇护所对敏感性棉铃虫贡献很小, Lü 的研究也表明在新疆玉米是第二代棉铃虫的主要寄主^[30], 与我们结果一致。147 团 6 月 16 日出现了大量 C_4 植物来源的棉铃虫, 可能是迁飞而来, 而 7 月 30 日的棉铃虫可能是近距离扩散而来。我们在 2013 年的连续动态解剖棉铃虫卵巢也表明了棉铃虫在新疆 1—2 代中存在大量的迁入种群(未发表), 张娟的研究也表明了棉铃虫在新疆北部地区存在迁飞性^[31]。

(2) 交配频率与有效交配

121 团和 147 团棉铃虫交配情况不同(图 4 和表 1); 121 团第一、二代棉铃虫交配频率高于 147 团, 这可能与同一寄主上棉铃虫发育比较整齐有关, 因为 147 团种植 5% 饲料或者食用玉米, 均为结构性庇护所种植, 并且在玉米上化学杀虫剂使用较少, 该区域棉铃虫主要来源于玉米和棉花; 而 121 团玉米种植比例 < 2%, 采用诱集带种植模式, 多采用化学方法防治玉米上的螨类, 棉铃虫主要来源于棉花, 发育相对比较整齐。张娟^[31] 2010 和 2012 年的数据也表明棉铃虫交配率在作物相对复杂的农田比较低, 与本研究结果是一致的。玉米上棉铃虫的发育历期、成虫羽化期比棉花上的长两天左右^[32], 因此本实验结果中 147 团交配频率低可能是来自棉花和玉米上的棉铃虫发育不同步, 交配时间不能完全配合造成的。本研究中没有测定 121 团越冬代棉铃虫来源的差异及其交配情况, 有待于进一步研究。

(3) 提高庇护所功能的措施

转基因抗虫棉在新疆大规模种植, 可制定法规强制农户和企业种植一定面积的玉米, 为抗虫棉区域提供足够数量的敏感棉铃虫, 起到延缓抗性产生的作用; 另外可种植其它种类的植物如鹰嘴豆等非转基因植物作为棉铃虫的寄主, 增加一定数量的敏感品系棉铃虫数量^[27], 应进一步研究作物结构复杂性对棉铃虫发育同步性的影响, 优化设计新疆庇护所种植模式, 实现棉铃虫对转基因棉花抗性的持续治理。

参考文献 (References):

- [1] Gao Y L, Wu K M, Gould F. Frequency of Bt resistance alleles in *H. armigera* during 2006—2008 in northern China. *Environmental Entomology*, 2009, 38(4): 1336-1342.
- [2] Wu K M, Lu Y H, Feng H Q, Jiang Y Y, Zhao J Z. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton. *Science*, 2008, 321(5896): 1676-1678.
- [3] Ma J, Lü Z, Gao G. Population patterns of *Helicoverpa armigera* (Hb.) on *Bacillus thuringiensis* transgenic cotton in Xinjiang, China. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2012, 22(2): 131-139.
- [4] Gassmann A J, Carrière Y, Tabashnik B E. Fitness costs of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annual Review of Entomology*, 2009, 54(1): 147-163.
- [5] Bates S L, Zhao J Z, Roush R T, Shelton A M. Insect resistance management in GM crops: past, present and future. *Nature Biotechnology*, 2005, 23(1): 57-62.
- [6] Wu K M, Mu W, Liang G M, Guo Y Y. Regional reversion of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) is associated with the use of Bt cotton in northern China. *Pest Management Science*, 2005, 61(5): 491-498.
- [7] 吕昭智, 潘卫林, 张鑫, 李贤超, 张娟. 新疆北部棉区作物景观多样性对棉铃虫种群的影响. *生态学报*, 2012, 32(24): 7925-7931.
- [8] Shelton A M, Roush R T, Wang P, Zhao J Z. Resistance to insect pathogens and strategies to manage resistance; an update // *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Netherlands: Springer, 2007: 793-811.
- [9] Gould F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: integrating pest genetics and ecology. *Annual Review of Entomology*, 1998, 43(1): 701-726.
- [10] Tabashnik B E, Dennehy T J, Carriere Y. Delayed resistance to transgenic cotton in pink bollworm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(43): 15389-15393.
- [11] Shelton A M, Zhao J Z, Roush R T. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47(1): 845-881.
- [12] Williams S, Friedrich L, Dincher S, Carozzi N, Kessmann H, Ward E, Rylas J. Chemical regulation of *Bacillus thuringiensis*-Endotoxin expression

- in transgenic plants. *Nature Biotechnology*, 1992, 10(5): 540-543.
- [13] Gujar G T, Kalia V, Kumari A, Singh B P, Mittal A, Nair R, Mohan M. *Helicoverpa armigera* baseline susceptibility to *Bacillus thuringiensis* cry toxins and resistance management for Bt cotton in India. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2007, 95(3): 214-219.
- [14] McCaughey W H, Gould F, Gelemtner W. Bt resistance management: a plan for reconciling the needs of the many stakeholders in Bt-based Products. *Nature Biotechnology*, 1998, 16(2): 144-146.
- [15] 乔方彬, 黄季焜, Rozelle S, Wilen J. 棉铃虫的自然庇护所、抗性发展以及中国的零庇护所政策. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(11): 1074-1086.
- [16] Wu K M, Feng H Q, Guo Y Y. Evaluation of maize as a refuge for management of resistance to Bt cotton by *Helicoverpa armigera* (Hübner) in the Yellow River cotton-farming region of China. *Crop Protection*, 2004, 23(6): 523-530.
- [17] Wu K M. Monitoring and management strategy for *Helicoverpa armigera* resistance to Bt cotton in China. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2007, 95(3): 220-223.
- [18] Wu K M, Guo Y Y. The evolution of cotton pest management practices in China. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50(1): 31-52.
- [19] Gould F, Blair N, Reid M, Rennie T L, Lopez J, Micinski S. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(26): 16581-16586.
- [20] Baker G H, Tann C R. Mating of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths and their host plant origins as larvae within Australian cotton farming systems. *Bulletin of Entomological Research*, 2013, 103(2): 171-181.
- [21] 叶乐夫, 付雪, 谢宝瑜, 戈峰. 应用稳定同位素技术分析华北部分地区第三代棉铃虫虫源性质. *生态学报*, 2011, 31(6): 1714-1719.
- [22] 叶乐夫, 付雪, 戈峰. C₃和C₄植物寄主对华北地区棉铃虫越冬代和第一代的影响. *生态学报*, 2011, 31(2): 449-454.
- [23] Li G P, Feng H Q, Gao Y L, Wyckhuys K A C, Wu K M. Frequency of Bt resistance alleles in *Helicoverpa armigera* in the Xinjiang cotton-planting region of China. *Environmental Entomology*, 2010, 39(5): 1698-1704.
- [24] 李号宾, 吴孔明, 杨秀荣, 徐遥, 姚举, 汪飞, 马祁. 新疆南部棉区棉铃虫发生趋势及 Bt 棉花的控制效率. *中国农业科学*, 2006, 39(1): 199-205.
- [25] 孟凤霞, 沈晋良, 褚姝频. Bt 棉叶对棉铃虫抗性的时空变化及气象因素的影响. *昆虫学报*, 2003, 46(3): 299-304.
- [26] 徐遥, 吴孔明, 李号宾, 汪飞, 孙世龙, 李祥烨. 转基因抗虫棉对新疆棉田主要害虫及天敌群落的影响. *新疆农业科学*, 2004, 41(5): 345-347.
- [27] Lü Z Z, Zalucki M P, Perkins L E, Wang D Y, Wu L L. Towards a resistance management strategy for *Helicoverpa armigera* in Bt-cotton in northwestern China: an assessment of potential refuge crops. *Journal of Pest Science*, 2013, 86(4): 695-703.
- [28] Khalifa A. The mechanism of insemination and the mode of action of the spermatophore in *Gryllus domesticus*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 1949, 90(S3): 281-292.
- [29] Head G, Jackson R E, Adamczyk J, Bradley J R, Van Duyn J, Gore J. Spatial and temporal variability in host use by *Helicoverpa zea* as measured by analyses of stable carbon isotope ratios and gossypol residues. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(3): 583-592.
- [30] Lü Z Z, Baker G. Spatial and temporal dynamics of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in contrasting agricultural landscapes in northwestern China. *International Journal of Pest Management*, 2013, 59(1): 25-34.
- [31] 张娟, 马吉宏, 徐养诚, 王鑫, 王佩玲, 古孜力努尔. 乌麦尔, 吕昭智. 从卵巢发育特点揭示新疆地区棉铃虫迁飞习性. *生态学杂志*, 2013, 32(6): 1428-1432.
- [32] 褚茗莉, 许国庆, 田本志, 赵琦, 张一兵, 顾兰君, 赵季秋, 安国香. 不同寄主对棉铃虫发育的影响. *辽宁农业科学*, 1997, (3): 35-38.