

抗 Cry1Ac 小菜蛾种群生命表及其适合度研究^{*}

秦悦 朱勋 雷妍圆 郑晓旭 吴青君 王少丽 张友军^{**}

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所 北京 100081)

摘要 本实验研究了小菜蛾 *Plutella xylostella* L. 高抗 Cry1Ac 种群 DBM1Ac-R (抗性倍数大于 1000) 及敏感种群 DBM1Ac-S 的生长发育、繁殖等生物特征情况, 组建了两种种群的生命表, 并对其适合度进行了研究。结果表明, DBM1Ac-R 的产卵量、卵历期、孵化率和化蛹率、蛹重及雌雄比 (♀:♂), 均显著低于 DBM1Ac-S。DBM1Ac-R 相对于 DBM1Ac-S 的相对适合度为 0.5762, 表明 Cry1Ac 抗性种群在繁殖能力上存在明显的生存劣势。

关键词 小菜蛾, Cry1Ac 毒蛋白, 生命表, 相对适合度

Life table and relative fitness of a strain *Plutella xylostella* resistant to *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac toxin

QIN Yue ZHU Xun LEI Yan-Yuan ZHENG Xiao-Xu WU Qing-Jun

WANG Shao-Li ZHANG You-Jun^{**}

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract A resistant strain (DBM1Ac-R) of *Plutella xylostella* L. (diamondback moth) with more than 1 000-fold resistance to Cry1Ac was obtained. Life history characteristics, such as the development and fecundity of susceptible (DBM1Ac-S) and resistant strains, were studied. Life tables were established and the relative fitness cost of developing resistance analyzed. The results show that the DBM1Ac-R strain has distinct reproductive disadvantages, such as a fitness value of 0.5762, including lower fecundity, hatching rate, pupation rate and sex ratio (♀:♂), shorter egg period and lighter pupa weight, compared with the non-resistant DBM1Ac-S strain.

Key words *Plutella xylostella*, Cry1Ac toxin, life table, relative fitness

小菜蛾 *Plutella xylostella* L. 属鳞翅目菜蛾科, 是十字花科蔬菜上的主要害虫 (Harcourt, 1954), 严重危害时能造成作物 90% 以上的损失 (Talekar and Shelton, 1993; Verkerk and Wright, 1996)。小菜蛾的抗性发展速度快, 对很多种传统的杀虫剂已经产生了不同程度的抗药性, 部分杀虫剂的抗性水平极高, 现已成为世界上抗药性最严重和最难防治的害虫之一 (高希武等, 1996)。苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*, Bt) 能产生的杀虫晶体蛋白 (insecticidal crystal proteins, ICPs), 对鳞翅目、双翅目、鞘翅目等害虫具有较好的杀虫活性, 因其对人畜等非靶标生物及环境友好安全, 而成为目前世界上用途最广、产量最大的生物杀虫剂

(Schnepf *et al.*, 1998; Musser and Shelton, 2003; Bravo and Soberó, 2008)。自 1996 年转 Bt 杀虫蛋白基因作物的种植以来, 转 Bt 作物在世界范围种植面积逐年增长 (Kleter *et al.*, 2007)。Bt 制剂的应用和转 Bt 作物的种植, 为农业害虫的防治发挥了积极的作用。但是, 和其它化学杀虫剂一样, 长期处于 Bt 选择压力之下的害虫亦会产生抗性 (Tabashnik, 1994)。据报道, 在田间, 已有 3 种害虫 (草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*、玉米茎夜蛾 *Busseola fusca*、谷实夜蛾 *Helicoverpa zea*) 对 Bt 作物产生了抗性 (Tabashnik *et al.*, 2009); 但小菜蛾仍然是目前唯一在田间对 Bt 制剂产生抗药性的害虫 (Tabashnik *et al.*, 2003)。害虫抗药性的产生严

^{*} 资助项目: 国家科技支撑课题 (2012BAD19B06); 公益性 (农业) 行业科技专项 (201103021)。

^{**} 通讯作者, E-mail: zhangyj@mail.caas.net.cn

收稿日期: 2011-09-28, 接受日期: 2012-11-28

重威胁着 Bt 在农业生产中的应用。因此,如何延缓其抗药性的发生发展,保护 Bt 对小菜蛾的敏感度,延长 Bt 的使用寿命,是小菜蛾绿色防治的重要任务。

害虫抗药性的产生受诸多因素的影响,抗敏种群间的相对适合度是昆虫抗药产生的根源之一,是害虫防治和抗药性治理的基础 (Roush *et al.*, 1987)。前人研究了害虫对药剂的抗性适合度,为害虫的防治提供了大量实验参考依据 (李洪山等, 2006; 牛洪涛等, 2007; 付晓伟等, 2008; 牛芳等, 2011)。而害虫对药剂的抗性适合度又因实验种群及环境条件等的不同而有所差异。吴青君等 (2000) 报道其抗阿维菌素小菜蛾种群的相对适合度为 1.49, 而李腾武等 (2000) 报道其抗阿维菌素小菜蛾种群的相对适合度却为 0.84。在 Bt 抗性害虫中也有类似的结果。Groeters 等 (1994) 研究发现夏威夷小菜蛾抗 Bt 种群的产卵量、卵的孵化率和成虫生殖力均低于敏感种群, Shirai 等 (1998) 发现日本小菜蛾 Bt 抗性种群的产卵量、幼虫及蛹历期、繁殖率以及幼虫、蛹和成虫的存活率均低于敏感种群; 而 Sayyed 和 Wright (2001) 比较用 Bt 汰选和不汰选的马来西亚种群的生命特性却发现: 虽然两个种群在生殖力、产卵量、增长率和繁育历期上存在差异, 然而各个差异间相互补偿, 最终导致两个种群的内部增长率没有差异。付晓伟等 (2008) 研究比较黑盲蝽在转 Bt 基因棉和非转 Bt 基因棉上的生物特性发现: 黑盲蝽在非转 Bt 基因棉上的卵期和若虫期、卵孵化率、1 龄若虫存活率、羽化率及雌成虫的产卵量均低于在转 Bt 基因棉上的种群, 其种群趋势指数、净增殖率、内部增长率等生物参数也均低于转 Bt 基因棉上的种群。另外, 抗性害虫的抗性倍数影响着其对 Bt 抗性适合度。Liang 等 (2008) 研究抗 Cry1Ac 的棉铃虫发现, 随着抗性倍数的增长 (170 倍、209 倍、2 893.3 倍) 其相对适合度减小 (0.79、0.64、0.59)。综上所述, 我们发现害虫的抗性适合度受杀虫剂种类、实验种群、环境条件及抗性倍数等多种因素影响 (Carrière *et al.*, 2004, 2005; 刘凤沂等, 2008)。因此, 对 Bt 高抗小菜蛾种群的适合度研究是非常必要的。

本实验研究了高抗 Bt Cry1Ac 毒蛋白的小菜蛾种群的生物学特征, 组建了抗性、敏感种群的生命表, 研究了抗性种群的相对适合度, 为 Bt 类产

品的合理持续使用提供理论参考, 为延缓小菜蛾在田间抗性的发生发展, 害虫抗性治理策略 (IPM) 的合理有效制订, 提供必要的理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

敏感种群 (DBM1Ac-S): 2003 年, 美国康奈尔大学赵建周教授提供。在中国农业科学院蔬菜花卉研究所养虫室内用无虫甘蓝苗进行继代饲养, 期间未接触任何杀虫剂。

高抗 Bt Cry1Ac 毒蛋白种群 (DBM1Ac-R): DBM1Ac-R 种群最初由转 Cry1Ac 基因的花椰菜继代饲养选育, 2003 年由美国康奈尔大学赵建周教授惠赠本实验室。群体饲养的抗性种群, 当幼虫多数进入 3 龄时用 Bt 毒素 Cry1Ac 进行抗性选育, 连续饲养至今。目前与敏感种群 DBM1Ac-S 相比, 抗性倍数 > 1 000 倍, 为高抗种群。饲养方法参照杨峰山等 (2004)。

1.2 试验方法

1.2.1 成虫繁殖力观察 在直径 2 cm 的指形管底部垫上圆形滤纸片, 再将新鲜甘蓝叶片裁成同样大小铺在管底, 内壁铺上称量纸, 注明编号。从 DBM1Ac-R、DBM1Ac-S 种群中各随机取刚羽化的小菜蛾成虫, 辨别雌雄并配对 (50 对), 每对放入 1 指形管内, 并饲以 10% 的蜂蜜水, 用纱布封口。每天取出指形管内的叶片和称量纸统计卵数, 并更换新的叶片和称量纸。

1.2.2 卵期观察 从 2 种群同一天产的卵中各随机取出 100 粒, 每天观察并记录卵的孵化情况, 记录孵化时间及孵化个数, 计算卵期及孵化率。

1.2.3 幼虫历期 从 2 种群同一天孵化的幼虫中各随机取出 100 头, 单头置于铺有新鲜叶片的 3 cm 培养皿中。每天更换叶片, 观察并记录每头幼虫生长发育状况, 直至化蛹。待化蛹后单头称重。统计发育历期, 蛹重。

1.2.4 蛹期 从 2 种群同一天发育完成的蛹中各随机取 100 头, 单头放入指形管中, 注明编号, 25 管为一处理。每天观察蛹的羽化状况, 记录羽化时间计算蛹期, 统计羽化率, 同时观察记录羽化成虫的雌雄情况, 计算成虫的雌雄比。

1.2.5 成虫寿命观察 从 2 种群刚羽化的成虫中各随机取 50 头雌虫、50 头雄虫分别放入同

1.2.1 的指形管中,以 10% 的蜂蜜水补充营养。每天观察记录雌、雄成虫的存活状况,计算成虫寿命。

以上 5 项实验均在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$, RH:85%, L:D = 16:8 的人工气候培养箱中完成。

1.3 组建抗性和敏感种群小菜蛾生命表

根据 2 个小菜蛾试验种群各生育期的调查结果,组建生殖力生命表。

2 结果与分析

2.1 小菜蛾抗性、敏感种群的生物学特性

测定了小菜蛾 DBM1Ac-R 和 DBM1Ac-S 种群的各生物学指标,卵历期、幼虫期、蛹期、成虫寿命、蛹重、单雌产卵量以及孵化率等生物学参数。DBM1Ac-R 种群与 DBM1Ac-S 种群在幼虫期、蛹期、成虫寿命以及羽化率无明显差别,但 DBM1Ac-

R 种群卵期明显缩短,蛹重显著减轻,单雌产卵量显著减少,孵化率以及化蛹率显著降低(表 1)。

2.2 小菜蛾抗性、敏感种群生命表

根据以上调查结果,将种群起始数换算为 100 头,建立小菜蛾 DBM1Ac-R 和 DBM1Ac-S 种群生命表。DBM1Ac-R 种群除 1 龄幼虫期的死亡率低于 DBM1Ac-S 种群外,其余发育阶段的死亡率均高于 DBM1Ac-S 种群(表 2)。以小菜蛾 DBM1Ac-R、DBM1Ac-S 种群逐日单雌产卵量和特定年龄存活率来表示在不同条件下的生殖力和存活情况。结果表明,DBM1Ac-R、DBM1Ac-S 种群最高日产卵量分别为 45.72 粒和 72.22 粒,抗性种群的生殖力显著低于敏感种群(DBM1Ac-R 种群的生殖力曲线明显低于 DBM1Ac-S 种群),但产卵期延长 3~4 d(图 1),平均存活时间也 DBM1Ac-S 种群长 2 d 左右(图 2)。

表 1 小菜蛾抗性和敏感种群生物学特征比较

Table 1 Comparison of the biological characteristics of the DBM1Ac-R and DBM1Ac-S strains of <i>Plutella xylostella</i>		
生物学参数 Biological parameters	DBM1Ac-S	DBM1Ac-R
卵历期 Egg (d)	3.08 ± 0.07a	2.74 ± 0.04b
幼虫期 Larva (d)	8.52 ± 0.76a	8.21 ± 0.68a
蛹期 Pupa (d)	4.05 ± 0.11a	4.13 ± 0.09a
蛹重(mg/头) Mean weight per pupa (mg)	5.19 ± 0.01a	4.29 ± 0.01b
雌成虫寿命 Female life-span (d)	7.56 ± 0.57a	9.50 ± 0.81a
雄成虫寿命 Male life-span (d)	10.85 ± 0.84a	11.00 ± 0.74a
单雌产卵量(粒/♀) Fecundity (egg/♀)	247.61 ± 17.93a	176.56 ± 10.43b
孵化率 Hatching rate (%)	96.00 ± 2.63a	84.12 ± 2.51b
化蛹率 Pupation rate (%)	77.78 ± 3.63a	62.86 ± 2.60b
羽化率 Eclosion rate (%)	96.89 ± 2.34a	95.92 ± 1.97a
雌雄比 Sex ratio (♀:♂)	1.27 ± 0.13a	0.70 ± 0.21b

注:表中数据为平均值 ± 标准误,同行数据后有相同的英文字母表示经 Duncan 氏多重比较后差异不显著($P \geq 0.05$)。
The data in the table are presented as mean ± SE, and those in the same row followed by same letters are not significantly different by Duncan's multiple range test ($P \geq 0.05$).

2.3 小菜蛾抗性、敏感种群生命表参数和相对适合度

DBM1Ac-R 和 DBM1Ac-S 种群的生命表参数净生殖率($R_0 = \sum L_x M_x$)、内禀增长率($r_m = \ln R_0 / T$)、周限增长率($\lambda = e^{r_m}$)、世代平均历期($T = \sum x L_x M_x / \sum L_x M_x$)和种群加倍时间($t = \ln 2 / r_m$)见

表 3。DBM1Ac-R 种群与 DBM1Ac-S 种群相比,除 R_0 差异较大外其它种群参数相差不大。以 R_0 的比值表示小菜蛾两种群的相对适合度($Rf = \text{DBM1Ac-R 的 } R_0 / \text{DBM1Ac-S 的 } R_0$)。DBM1Ac-R 种群的相对适合度为 0.5762,小于 1,表明 DBM1Ac-R 种群存在明显适合度缺陷。

表 2 小菜蛾抗性和敏感种群的生命表

Table 2 Life tables of the DBM1Ac-R and DBM1Ac-S strains of *Plutella xylostella*

发育阶段 Development stages	存活数 Survival number		死亡数 Death number		死亡率 Mortality rate (%)	
	DBM1Ac-S	DBM1Ac-R	DBM1Ac-S	DBM1Ac-R	DBM1Ac-S	DBM1Ac-R
卵 Egg	100.00	100.00	4.00	16.00	4.00	16.00
1 龄幼虫期 1st instar	96.00	84.00	13.72	6.00	14.29	7.14
2 龄幼虫期 2nd instar	82.28	78.00	3.72	4.00	4.52	5.13
3 龄幼虫期 3rd instar	78.86	74.00	6.86	6.72	8.70	9.08
4 龄幼虫期 4th instar	72.00	67.28	16.00	22.02	22.22	32.73
蛹期 Pupal stage	56.00	45.26	1.74	1.85	3.11	4.09
成虫 Adult stage	54.26	43.41				
预计产卵量 Expected number of eggs	7 516.67	3 155.96				

表 3 小菜蛾抗性敏感种群参数及相对适合度

Table 3 The population's parameters and the relative fitness (*R_f*) of the DBM1Ac-R and DBM1Ac-S strains of *Plutella xylostella*

种群 Strain	种群参数 Population parameter					相对适合度 <i>R_f</i> The relative fitness
	<i>r_m</i>	<i>T</i>	<i>t</i>	λ	<i>R₀</i>	
敏感种群 DBM1Ac-S	0.2811	17.5466	2.4658	1.3246	138.6632	1.0000
抗性种群 DBM1Ac-R	0.2477	17.6849	2.7983	1.2811	79.9033	0.5762

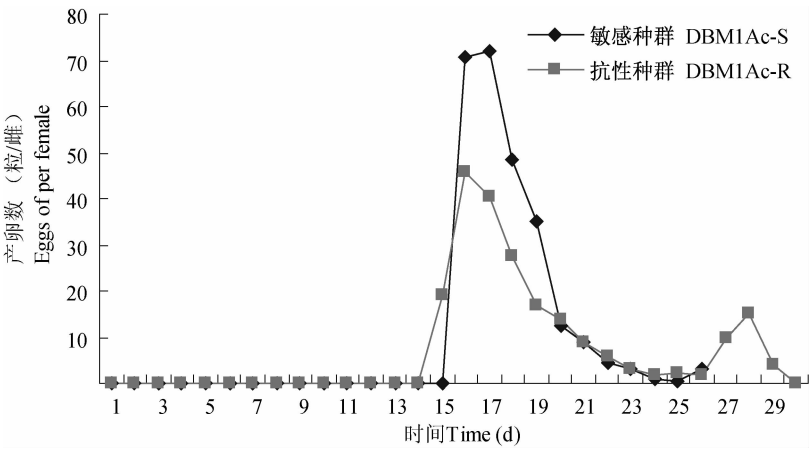


图 1 小菜蛾抗性、敏感种群的生殖力曲线

Fig.1 Age-specific fecundity of the DBM1Ac-R and DBM1Ac-S strains of *Plutella xylostella*

3 讨论

与 Bt 抗性相关的适合度代价的报道,常表现在抗性品系会出现生殖力下降,生长发育历期延长等生物学特征的变化。Oppert 等(2000)研究了印度谷螟 *Plodia interpunctella* 的一些抗 Bt 品系,

发现幼虫的生长历期延长和存活率下降;范贤林等(2000)发现抗 Bt 的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 种群的化蛹率和孵化率显著降低;Groeters 等(1994)研究发现夏威夷小菜蛾抗 Bt 种群的产卵量、卵的孵化率和成虫生殖力均低于敏感种群;Shirai 等(1998)研究日本小菜蛾 Bt 抗性种群,发

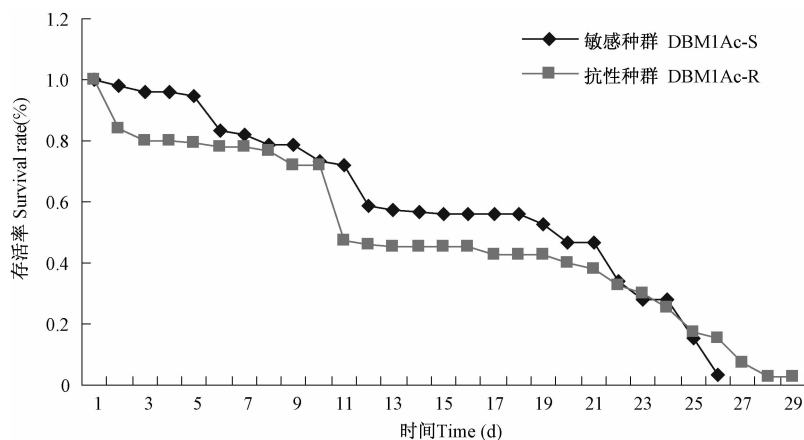


图 2 小菜蛾抗性、敏感种群的存活率曲线

Fig. 2 Age-specific survival rate of DBM1Ac-R and DBM1Ac-S strains of *Plutella xylostella*

现具有低产卵量、较长的幼虫及蛹历期、较低的繁殖率,同时其幼虫、蛹和成虫的存活率也低于敏感种群;杨峰山等(2006)分别研究了小菜蛾抗 Bt 种群和抗 Cry1Ac 毒蛋白种群,也发现抗性种群的产卵量和孵化率均下降,雌雄比降低,抗性种群发育历期有差异的现象。本实验以小菜蛾高抗 Cry1Ac 种群为研究对象,发现抗性种群的产卵量、卵历期、孵化率和化蛹率、蛹重及雌雄比,均显著低于敏感种群,这与大部分 Bt 抗性害虫所表现的生物特性一致。但本研究中抗性小菜蛾幼虫的发育历期并没有延长(表 1)。Sayyed 等(2001)研究马来西亚抗 Bt 小菜蛾种群也发现,抗、敏种群的内禀增长率没有差异。而 Bt Cry 毒蛋白杀虫主要作用在小菜蛾幼虫期,且目前普遍报道认为小菜蛾幼虫中肠受体的变化是引起其对 Bt Cry 毒蛋白产生抗性的主要原因(Tabashnik *et al.*, 2011)。除受体变化之外是不是还有其他基因在抗性中发挥了重要作用,以及这些受体及基因的变化是不是也影响着小菜蛾的其他发育阶段,这些问题的解读还有赖于小菜蛾对 Cry1Ac 抗性机理的深入研究。

适合度是指一个生物能生存并把它基因传给下一代的相对能力(唐振华,1993)。昆虫处于药剂选择压力下时,由于抗性种群体内的抗性基因的表达,其生命表特性会优于敏感种群,即表现出适合度优势;但当没有了药剂压力下,抗性昆虫的抗性基因又会使其生命表特性比敏感种群差,表现出适合度劣势(姚洪渭等,2002)。抗性基因适合度的这种劣势一般被称为适合度代价(fitness cost),或抗性代价(resistance cost)(郭芳等,

2009)。抗性害虫的适合度也大多表现出低于敏感种群的现象(李腾武等,2000;李洪山等,2006;牛洪涛等,2007;付晓伟等,2008;牛芳等,2011),且有报道显示抗性倍数也影响相对适合度代价(Liang 等,2008)。本研究中小菜蛾 DBM1Ac-R 种群是在杨峰山等(2006)的 DBM.1Ac-R30 种群继续汰选的基础上得到的高抗种群。DBM.1Ac-R30 种群的抗性倍数为 24.36 倍,而 DBM1Ac-R 种群的抗性倍数已经远大于 1 000 倍。DBM1Ac-R 种群与 DBM.1Ac-R30 种群相比,其生物学特征发生了更多的改变,孵化率、化蛹率以及蛹重等都有所变化。DBM.1Ac-R30 种群的相对适合度为 0.75,而 DBM1Ac-R 种群的相对适合度已经低至 0.5762。即相对适合度随着抗性倍数的增加而降低。Liang 等(2008)对抗 Cry1Ac 棉铃虫不同种群的研究也得到类似的结论。

通过对 Cry1Ac 高抗小菜蛾种群的生物学特征研究、生命表的构建及相对适合度分析,我们发现小菜蛾抗 Cry1Ac 种群存在抗性基因的适合度代价,而且随抗性倍数的增加,适合度代价愈加明显。从理论上说,抗 Cry1Ac 小菜蛾存在生物学缺陷,且随着抗性倍数的增加,这种劣势表现的更明显。那么在防治中,如果停止施药或在限制药剂的使用后,则抗性种群将由于适合度代价,表现为部分生物劣势,而影响其个体数量,从而伴随着抗药性基因的个体频率的降低。在利用 Bt 类农药防治小菜蛾中,先采用高剂量饱和治理策略杀死敏感及抵抗个体,再结合其他药剂,在低剂量下就能杀死处于生物学劣势的个体。同时注意在防治

中控制施药次数,科学合理施药,将更有利于延长 Bt 类农药的使用,实现小菜蛾的绿色防控并延缓抗性产生。

参考文献 (References)

- Bravo A, Soberó M, 2008. How to cope with insect resistance to Bt toxins? *Trends Biotechnol.*, 26(10):573–579.
- Carrière Y, Ellers-Kirk C, Biggs R, Degain B, Holley D, Yafuso C, Evens P, Dennehy TJ, Tabashnik BE, 2005. Effects of cotton cultivar on fitness costs associated with resistance of pink bollworm (Lepidoptera:Gelechiidae) to Bt Cotton. *J. Econ. Entomol.*, 98(3):947–954.
- Carrière Y, Ellers-Kirk C, Biggs R, Higginson DM, Dennehy TJ, Tabashnik BE, 2004. effects of gossypol on fitness costs associated with resistance to Bt cotton in pink bollworm. *J. Econ. Entomol.*, 97(5):1710–1718.
- Groeters FR, Tabashnik BE, Finson N, Johnson MW. 1994. Fitness costs of resistance to *Bacillus thuringiensis* in the diamondback moth (*Plutella xylostella*). *Evolution*, 48(1):197–201.
- Harcourt PG, 1954. The biology and ecology of the diamondback moth, *Plutella maculipennis*, (Cartis) in Eastern Ontario. Ph. D. Thesis, Cornell University of Ithaca, New York. 107.
- Kleter GA, Bhula R, Bodnaruk K, Carazo E, Felsot AS, Harris CA, Katayama A, Kuiper HA, Racke KD, Rubin B, Shevah Y, Stephenson GR, Tanaka K, Unsworth J, Wauchope RD, Wong SS, 2007. Altered pesticide use on transgenic crops and the associated general impact from an environmental perspective. *Pest Manag. Sci.*, 63(11):1107–1115.
- Liang GM, Wu KM, Yu HK, Feng X, Guo YY, 2008. Changes of inheritance mode and fitness in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera:Noctuidae) along with its resistance evolution to Cry1Ac toxin. *J. Invertebor Pathol.*, 97(2):142–149.
- Musser FR, Shelton AM, 2003. Bt sweet corn and selective insecticides: impacts on pests and predators. *J. Econ. Entomol.*, 96(1):71–80.
- Oppert B, Hamme R, Throne JE, Kramer KJ, 2000. Fitness costs of resistance to *Bacillus thuringiensis* in the Indianmeal moth, *Plodia interpunctella*. *Entomol. Exp. Appl.*, 96(3):281–287.
- Roush RT, McKenzie JA, 1987. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annu. Rev. Entomol.*, 32:361–380.
- Sayyed AH, Wright DJ, 2001. Fitness costs and stability of resistance to *Bacillus thuringiensis* in a field population of the diamondback moth *Plutella xylostella* L. *Ecol. Entomol.*, 26(5):502–508.
- Schnepf E, Crickmore N, Van Rie J, Lereclus D, Baum J, Feitelson J, Zeigler DR, Dean DH, 1998. *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins. *Microbiol. Mol. Rev.*, 62(3):775–806.
- Shirai Y, Tanaka H, Miyasono M, Kuno E, 1998. Low intrinsic rate of natural increase in Bt-resistant population of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 42(2):59–64.
- Tabashnik BE, 1994. Evolution of resistance to Bt. *Annu. Rev. Entomol.*, 39:47–79.
- Tabashnik BE, Van Rensburg JBJ, Carrière Y, 2009. Field-evolved insect resistance to Bt crops: definition, theory, and data. *J. Econ. Entomol.*, 102(6):2011–2025.
- Tabashnik BE, Carrière, Y, Dennehy T, Morin S, Sisterson M, Roush R, Shelton A, Zhao J, 2003. Insect resistance to transgenic Bt crops: lessons from the laboratory and field. *J. Econ. Entomol.*, 96(4):1031–1038.
- Tabashnik BE, Huang F, Ghimire MN, Leonard BR, Siegfried BD, Rangasamy M, Yang Y, Wu Y, Gahan LJ, Heckel DG, Bravo A, Soberón M, 2011. Efficacy of genetically modified Bt toxins against insects with different genetic mechanisms of resistance. *Nat. Biotechnol.*, 29(12):1128–1131.
- Talekar NS, Shelton AS, 1993. Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.*, 38:275–301.
- Verkerk RHJ, Wright DJ, 1996. Multitrophic interactions and management of the diomondback month: a review. *Bull. Entomol. Res.*, 86(3):205–216.
- 范贤林, 孟香清, 芮昌辉, 2000. 抗 Bt 杀虫蛋白棉铃虫种群的相对适合度. 农药学报, 2(3):35–38.
- 付晓伟, 封洪强, 邱峰, 郭线茹, 陈培育, 2008. 中黑盲蝽在转 Bt 基因棉和常规棉上的实验种群生命表. 植物保护学报, 35(4):339–344.
- 高希武, 郑丙宗, 陈仲兵, 1996. 小菜蛾羧酸酯酶性质研究. 南京农业大学学报, 19(增刊):122–126.
- 郭芳, 梁草梅, 曹广春, 陈豪, 吴孔明, 高希武, 郭予元, 2009. 昆虫对 Bt 抗性的适合度代价及其与抗性治理策略的关系. 环境昆虫学报, 31(2):162–167.
- 李洪山, 戴华国, 王娟, 魏辉, 2006. 小菜蛾对印楝素的抗性选育及生长适合度. 江西农业学报, 18(5):59–61.

- 李腾武, 高希武, 郑炳宗, 梁沛, 2000. 小菜蛾对阿维菌素的抗性遗传方式和相对适合度研究. 昆虫学报, 43(3):255 – 263.
- 刘凤沂, 须志平, 薄仙萍, 沈晋良, 2008. 昆虫抗药性与适合度. 昆虫知识, 45(3):374 – 378.
- 牛芳, 崔新倩, 王开运, 2011. 小菜蛾对氯虫苯甲酰胺抗性发展趋势及其种群生物适合度代价初步研究. 农药学学报, 13(5):543 – 546.
- 牛洪涛, 宗建平, 王海迎, 魏书娟, 朱秀凤, 罗万春, 2007. 小菜蛾对丁烯氟虫腈的抗性选育及生物适合度. 农药学学报, 9(3):245 – 250.
- 唐振华, 1993. 昆虫抗药性及其治理. 北京: 农业出版社. 382 – 446.
- 吴青君, 张文吉, 张友军, 徐宝云, 朱国仁, 2000. 敏感和抗阿维菌素小菜蛾的生物适合度. 农药学学报, 1(2):36 – 40.
- 杨峰山, 吴青君, 徐宝云, 曹丽波, 朱国仁, 张友军, 2006. 小菜蛾对 Bt 毒素 Cry1Ac 和 Bt 制剂抗性的选育及其种群生物学适应性. 昆虫学报, 49(1):64 – 69.
- 杨峰山, 张友军, 张文吉, 徐宝云, 吴青君, 2004. 用甘蓝苗连续饲养小菜蛾的技术. 昆虫知识, 41(5):483 – 486.
- 姚洪渭, 叶恭银, 程家安, 2002. 害虫抗药性适合度与分泌调控研究进展. 昆虫知识, 39(3):181 – 187.