环境昆虫学报 2025，47（5）：1440-1446
Journal of Environmental Entomology
http://hjkcxb.alljournals.net
doi:10.3969/j.issn.1674-0858.2025.05.9

康强强，靳明辉，杨现明，吴孔明，李怡萍，萧玉涛．云南草地贪夜蛾田间种群对Bt毒素的抗性基因频率监测研究［J］.环境昆虫学报，2025，47（5）：1440-1446. KANG Qiang-Qiang, JIN Ming-Hui, YANG Xian-Ming, WU Kong-Ming, LI Yi-Ping, XIAO Yu-Tao. Monitoring research on the resistance gene frequency of field populations of *Spodoptera frugiperda* to Bt toxin in Yunnan ［J］. *Journal of Environmental Entomology*，2025，47（5）：1440-1446.

云南草地贪夜蛾田间种群对Bt毒素的抗性基因频率监测研究

康强强[1,2]，靳明辉[2]，杨现明[3]，吴孔明[3]，李怡萍[1*]，萧玉涛[2*]
（1.西北农林科技大学植物保护学院，植保资源与病虫害治理教育部重点实验室，农业农村部西北黄土高原作物有害生物综合治理重点实验室，陕西杨凌 712100；2.岭南现代农业科学与技术广东省实验室深圳分中心，农业农村部基因编辑创新利用重点实验室（海南），中国农业科学院（深圳）农业基因组研究所，深圳 518120；3.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）

摘要：转基因Bt作物的广泛应用和产业化推广不仅有效遏制了虫害的大规模暴发，显著减少了化学农药的施用量，更重要的是缓解了由此带来的农药残留及环境污染问题。为了监测我国云南地区草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*田间种群对Bt毒素的抗性，本研究以云南寻甸地区草地贪夜蛾田间种群为研究对象，通过F_2代结合诊断剂量法对草地贪夜蛾田间种群进行抗性监测，系统评估了该地区草地贪夜蛾对Bt毒素的抗性水平。检测结果显示，仅发现3个单雌系对Cry1Ab具有低频抗性（抗性等位基因频率为0.006），而对Vip3Aa仍保持高度敏感。本研究表明云南地区草地贪夜蛾种群尚未形成明显抗性，这为该区域Bt转基因作物的可持续推广提供了重要科学依据，并建议继续开展长期监测和抗性治理策略研究。

关键词：草地贪夜蛾；苏云金芽孢杆菌；Cry1Ab；Vip3Aa；抗性基因频率
中图分类号：Q968.1；Q963　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**1674-0858（2025）05-1440-07

Monitoring research on the resistance gene frequency of field populations of *Spodoptera frugiperda* to Bt toxin in Yunnan

KANG Qiang-Qiang[1,2], JIN Ming-Hui[2], YANG Xian-Ming[3], WU Kong-Ming[3], LI Yi-Ping[1*], XIAO Yu-Tao[2*]
(1. Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Management of Ministry of Education, Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northwestern Loess Plateau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi Province, China; 2. Shenzhen Branch, Guangdong Laboratory of Lingnan Modern Agriculture, Key Laboratory of Gene Editing Technologies (Hainan), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, China; 3. State Key Laboratory of Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: The wide application and industrialization promotion of transgenic Bt crops not only effectively contained the large-scale outbreak of pests, significantly reduced the application amount of chemical

基金项目：科技创新2030重大项目（2022ZD0402104）；中国农业科学院青年创新专项（Y2025QC37）；中国农业科学院科技创新工程科学中心重点任务（CAAS-CSCB-202303）
作者简介：康强强，男，硕士研究生，研究方向草地贪夜蛾Bt抗性及田间监测，E-mail：1877503538@qq.com
*通讯作者 Author for correspondence：萧玉涛，男，研究员，研究方向靶标害虫Bt抗性机制研究，E-mail：xiaoyutao@caas.cn；
李怡萍，女，教授，研究方向农业害虫的成灾机制和绿色防控技术研究，E-mail：liyiping@nwsuaf.edu.cn
收稿日期Received：2025-05-06；修回日期Revision received：2025-06-29；接受日期Accepted：2025-06-30

pesticides, but more importantly, alleviated the resulting problems of pesticide residues and environmental pollution. In order to monitor the resistance of *S. frugiperda* to Bt toxin in Yunnan Province, this study investigated the field populations of fall armyworm in Xundian County, Yunnan Province; diagnostic dose test in the F_2 generation was performed. The research systematically assessed the level of resistance of fall armyworm populations in this area to Bt toxins. Detection results showed that only three single female lines had low-frequency resistance to Cry1Ab (resistance allele frequency of 0.006), but remained highly sensitive to Vip3Aa. This study indicated that the fall armyworm population in Yunnan has not yet developed obvious resistance, providing an important scientific basis for the sustainable promotion of Bt transgenic crops in this area and suggesting the need for long-term resistance monitoring and resistance management strategies.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; *Bacillus thuringiensis*; Cry1Ab; Vip3Aa; resistance gene frequency

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*（Smith），也称秋粘虫，属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae 灰翅夜蛾属 *Spodoptera*，是一种原产于美洲热带与亚热带地区的农作物害虫，具有取食能力强、寄主范围广、迁飞性强、产卵量大等特点，偏爱禾本科作物，其寄主包括玉米、水稻在内的多种粮食作物，对我国的粮食安全构成重大威胁，被列入我国一类农作物病虫害名录（张罗燕，2022；陆琪等，2025）。Ge等（2021）在25℃、相对湿度75%条件下对1日龄草地贪夜蛾进行连续5个夜晚的吊飞（每晚吊飞10 h，白天补充10%蜂蜜水），发现个体总飞行距离最远达到163.58 km，累计飞行时间最长可达46.73 h。2016年扩张至非洲，随后在撒哈拉以南的44个国家快速蔓延。截止2023年，草地贪夜蛾已扩散至全球80多个国家（FAO）。并于2018年12月首次被报道入侵我国云南省（Sun *et al.*，2021），由于草地贪夜蛾的强大迁飞习性，仅用9个月，我国25个省份陆续发现草地贪夜蛾的踪迹（李文学等，2020）。云南作为草地贪夜蛾入侵我国的始发地，有研究分析草地贪夜蛾的迁飞过程：中南半岛和滇南地区上空受来自印度洋的西南季风和太平洋的东南季风交互影响，3–9月份夜间风场和温度场均有利于草地贪夜蛾的北迁活动，并呈现出西南向东北的整体趋势（吴秋琳等，2019；Wu *et al.*，2020）。由于草地贪夜蛾在我国的越冬北界为北纬31°线附近，而周年繁殖区北界在北纬28°线附近（陈辉等，2021；姜玉英等，2021），草地贪夜蛾无法在北方越冬，会在9–11月份借助气流从北方迁回越冬区，而滇南地区主要位于南亚热带和热带，刚好处于草地贪夜蛾的周年繁殖区。

苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis*，Bt，是一种常见的革兰氏阳性菌株，被发现距今已经100多年，是目前应用最广泛的生物农药，具有杀虫效果好、应用广泛等优点。Bt能够产生多种杀虫因子，其中最主要是杀虫晶体蛋白（Insecticidal crystal proteins，ICP）和营养期杀虫蛋白（Vegetative insecticidal proteins，Vip）。Cry蛋白是应用最广泛的杀虫蛋白，但随着研究发现，虽然Cry蛋白能够高效的防治害虫，但部分重大农业害虫如小地老虎 *Agrotis ypsilon* 等对其先天不敏感，导致防虫效果欠佳。随着对Vip蛋白的研究，人们发现此蛋白具有广谱杀虫活性，还发现一些害虫对Cry蛋白不敏感，但对Vip3Aa蛋白具有特异的敏感性，如小地老虎、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 等害虫。

对田间种群进行抗性演化监测和抗性基因检测的主要目的在于明确靶标昆虫对杀虫剂的敏感基线和抗性等位基因的初始频率，发现抗性频率的变化以获取抗性问题的早期预警；评估现有抗性治理策略的有效性和记录抗性演化引起害虫防治下降造成的经济损失（Brent，1986；Caprio *et al.*，2007）。Bt作物被广泛种植用以防治靶标昆虫，进行Bt抗性田间检测的根本目的在于尽早明确田间抗性演化程度，在害虫防治失败之前制订前瞻性的治理策略（Tabashnik *et al.*，2013）。抗性演化表现为害虫对杀虫剂的敏感性发生了显著变化，而抗性检测手段必须能够灵敏地确认到这种变化，并且明确抗性演化的程度。抗性检测手段非常多样，包括剂量—反应生物测定法、区分剂量生物测定法、F_1代筛选法、F_2代筛选法和DNA分子检测法。

云南省寻甸县独特的地理位置，温润的气候条件，刚好位于草地贪夜蛾越冬北界和终年繁殖区，是草地贪夜蛾理想的越冬和繁衍基地。为了监测我国云南地区草地贪夜蛾田间种群对Bt毒素的抗性和抗性等位基因频率，本研究从田间采集草地贪夜蛾单雌系，以Cry1Ab和Vip3Aa毒素分别混合人工饲料，利用单雌系F_2代法并结合诊断剂量法进行草地贪夜蛾田间种群抗性个体检测，以期为云南地区草地贪夜蛾的抗性治理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 草地贪夜蛾单雌系的采集和饲养

2024年8月下旬-10月中旬在云南省昆明市寻甸回族彝族自治县金源乡古城村（102°41′~103°33′E，25°20′~26°01′N），处于河谷开阔地带，该区域水稻收获之后的玉米田成为草地贪夜蛾的食物来源，稳定持续的气流为草地贪夜蛾的迁飞和性信息素的扩散提供了良好的条件。利用1 000 W卤化物金属高空测报灯（新乡天意）以及在田间每隔30 m插放性诱剂，性诱剂插杆高出玉米植株10~15 cm进行诱捕草地贪夜蛾成虫。

将诱捕到的成虫单独放入干净的一次性透明塑料杯中，加入蘸有10%蜂蜜水的棉球，防止饥饿影响成虫状态，杯口用干净纱布覆盖，方便产卵。采集的野生型雌蛾若产生足够多且有效的卵（产卵1~2 d，数量达到300~500粒）发育的后代将作为一个单雌系于F_2代筛选法进行生测，若卵不足或发育不完全不能用于F_2代生测的单雌系则丢弃，不认为它是一个单雌系。在温度26℃~27℃，相对湿度60%~80%，光周期14 L∶10 D条件下饲养。

1.2 杀虫蛋白

本研究使用的Cry1Ab和Vip3Aa毒素均来源于中国农业科学院植物保护研究所。

使用饲料混毒法，依据已报道Cry1Ab抗性品系LZ-R的存活浓度（Jin *et al.*，2023），人工饲料（未发表饲料配方以小麦胚芽粕为主要成分）500 g加入5 mL Cry1Ab（1 mg/mL）毒素，配制成浓度为10 μg/g的毒饲料（Jin *et al.*，2021）；依据已报道Vip3Aa抗性品系DH-R的存活浓度（Jin *et al.*，2023），同理，500 g人工饲料中加入1.25 mL Vip3Aa（4 mg/mL）毒素，配制成浓度为10 μg/g毒饲料。

将配制的Bt毒素倒入50℃左右的饲料中，充分混合均匀。每次配制毒饲料均使用敏感品系（2019年1月采自中国云南省德宏，在实验室饲养至今，期间未接触任何杀虫剂或Bt毒素）的草地贪夜蛾初孵幼虫进行检验，以保证毒饲料有效。

1.3 试验方法

Andow和Alstad（1998，1999）提出使用F_2代检测法进行田间监测，该方法包括：1）利用1.1方法田间采集已交配后的雌虫，通过饲养每头雌成虫后代使其自交来建立单雌系；2）用Bt作物或含Bt毒素的饲料筛选F_2代幼虫；3）采用饲料混毒法进行生物测定，使用2块新的48孔板中加入大小合适的毒饲料，每个孔里用小毛笔接入1头初孵幼虫，共接入96头虫，垫上泡沫板，盖上盖子，用皮筋扎紧，防治逃跑，生长7 d后观察其生长情况，龄期达到2龄末期，体重≥0.8 mg，则认为存活，否则认为死亡。

1.4 统计方法和数据处理

按照Andow和Alstad介绍的方法，使用Bayesian公式计算田间害虫种群抗性基因频率E(q)，方差Var(q)，计算公式如下：

$$E(q)=\frac{s+1}{4(n+2)}$$

$$Var(q)=E(q)\frac{1-E(q)}{n+3}$$

式中，E(q)是抗性等位基因频率，Var(q)是与期望抗性等位基因频率相关的方差，n是供试单雌系的总数，s是含有抗性等位基因的单雌系数。

使用Excel表格进行数据记录与整理，使用统计分析软件IBM SPSS27进行数据分析，所有数据均用平均值±标准误表示。使用独立样本t检验分析法进行分析，显著性水平为$P<0.05$，极显著性水平为$P<0.01$。

2 结果与分析

2.1 F_2代法生物检测

2.1.1 抗Cry1Ab&Vip3Aa田间种群基因频率

本研究在云南寻甸地区通过灯光诱捕和性信息素诱捕相结合的方法，成功采集到223头野生草地贪夜蛾雌成虫。经过筛选，最终获得160个单雌系（成功率71.7%），用于F_2代生物测定试验（图2）。每组试验随机选取96头幼虫，在含有

Cry1Ab毒素的人工饲料上进行7 d的饲养观察。结果显示，其中3个单雌系在含Cry1Ab毒素的饲料中仍有活虫存活，据此计算得出抗性基因频率为0.006；而在含有Vip3Aa毒素的人工饲料上培养7 d后，所有单雌系均未检测到存活个体。基于此结果，可推断云南地区草地贪夜蛾田间种群对Vip3Aa的抗性等位基因频率低于0.001（表1）。

表1　160个田间种群F_2代检测结果

Table 1　Test results of F_2 generation in 160 field populations

毒素蛋白 Toxin protein	P单雌系数目（个） Number of P isopemale lines	有F_1代幼虫的单雌系数目（个） Number of F_1 larvae produced	有F_2代筛选的单雌系 F_2 Screened	处理7 d存活情况 Survival after 7 days	
				<0.8 mg	≥0.8 mg*
Cry1Ab	223	160	160	157	3
Vip3Aa	223	160	160	160	0

注：*代表每一对单雌系的后代存活个体体重≥0.8 mg，认为存活。Note: * represented offspring from each pair of isofemale lines were considered as survived if all surviving individuals had a body weight ≥ 0.8 mg.

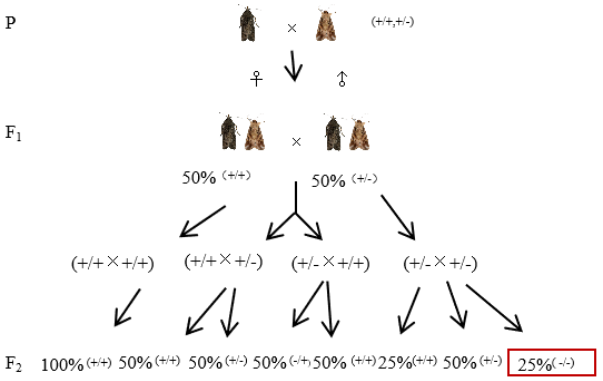

图1　F_2代检测法原理示意图

Fig. 1　Schematic diagram of F_2 generation detection principle

注：P代表田间亲本携带的基因型；F_2代表单雌系F_2代成虫的基因型；+代表野生型等位基因；−代表抗性等位基因。Note: P represented the genotypes carried by the parental populations in the field; F_2 represented the genotype of the isofemale line F_2 generation adults; + represented the wild-type allele; − represented the resistance allele.

2.1.2　田间抗性品系体重和存活率测定

为了评估田间筛选获得的抗性个体后代对Cry1Ab的抗性水平，在F_2代检测法中存活的品系记为“田间品系（Field）”。本研究采用随机取样方法，田间品系（Field）和实验室敏感品系（SS）进行比较。所有供试品系在初筛浓度10 μg/g Cry1Ab的毒饲料上连续饲养7 d后发现，实验室敏感品系无法存活，Field品系均能成功发育至3龄阶段。随机选取其中一个编号（Field-3）的品系，对生测存活个体进行称重记录和存活率计算。结果显示，7 d之后存活个体平均体重达到6.49 mg（± 0.4298，df=9，n=10，$P < 0.01$），存活率达到60.42%，这更一步说明田间种群中存在抗性个体，也验证了田间监测的结果。此外，通过Field品系在高通量Cry1Ab胁迫下的存活情况推测其可能具有一些潜在抗性机制，还待进一步挖掘。这一发现引起了高度警觉，并促使未来研究转向采用多基因叠加策略，以期通过研发具有多种作用机制的Bt毒素实现高效防控（图2）。

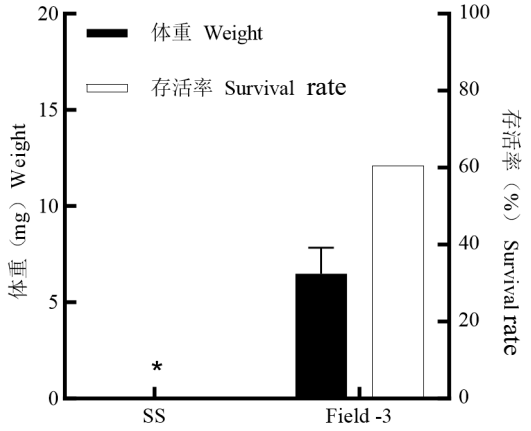

图2　田间品系与敏感品系体重和存活率比较

Fig. 2　Comparison of weight and survival rate between field strains and susceptible strains

注：*代表SS品系体重和存活率都是0。Note: * represented that the weight and survival rate of SS strains were both zero.

3　结论与讨论

本研究对云南寻甸地区草地贪夜蛾田间种群对Bt毒素的抗性基因频率进行监测，使用F_2代检

测法对采集的单雌系进行检测。F_2代法检测结果显示，该地区田间种群对Vip3Aa的抗性基因频率小于0.001，使用F_2代检测法得出的结果更加佐证了草地贪夜蛾田间种群对Vip3Aa敏感度结论；在160个单雌系中，本研究采用了极端浓度筛选，以实验室Cry1Ab抗性品系LZ-R的（具有212倍抗性倍数）的诊断计量作为基线，设置10 μg/g的Cry1Ab极端浓度进行田间F_2筛选，在这种极端浓度筛选下，仍然发现其中3个单雌系表现出Cry1Ab抗性特征（抗性基因频率为0.006）。这一结果表明，田间种群中已经出现了针对Cry类毒素的抗性表型，并提示可能具有较高的抗性倍数水平，时刻警醒我们及时做出应对抗性风险策略，采用多基因叠加策略，以期为转Bt玉米即将在中国商业化种植保驾护航。敏感品系与田间抗性品系在体重增长和存活率两项指标上均存在极显著差异（$P < 0.01$），这一现象进一步证实了Cry1Ab抗性种群确实存在于田间，同时也预示着现有的防治策略需进行调整。具体而言，应开发多基因表达的Bt毒素以增强防控效果，同时加强田间抗性监测工作显得尤为重要。

自1996年国外开始大面积种植转Bt作物，虽然能有效防治草地贪夜蛾的发生，但是随着时间的推移，草地贪夜蛾对不同的Bt毒素也陆续产生抗性。2006-2010年期间，波多黎各的田间草地贪夜蛾种群对Cry1F的抗性达到了1 000~2 600倍（Storer *et al.*，2010，2012）。巴西2008年开始种植Bt玉米，随后几年巴西草地贪夜蛾种群也对Cry1Ab、Cry1A.105、Cry1F、Cry2Ab等Bt毒素产生了不同程度的抗性（Farias *et al.*，2014；Omoto *et al.*；2016）截止2023年，草地贪夜蛾对主要的Bt毒素（Cry1Aa、Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab2、Vip3A、Cry1A.105）均有相应的抗性案例报道（赵胜园，2023）。Yang等利用F_2代筛选法对德克萨斯州和和路易斯安娜州的草地贪夜蛾田间种群分别筛选出了对Vip3A毒素高达395倍和632倍以上的抗性品系，表明田间草地贪夜蛾种群具有对Vip3A具有一定抗性演化风险（Yang *et al.*，2018）。李国平等（2019）研究了入侵我国云南瑞丽的草地贪夜蛾种群对Cry1Ab、Cry1Ac、Cry1F、Cry2Ab和Vip3A的敏感性情况，发现草地贪夜蛾对上述5种Bt蛋白仍处于较为敏感的状态。然而，时隔5年后发现田间已演化出针对Cry1Ab的抗性种群，其抗性演化的速率显著提升，而且草地贪夜蛾已在我国定殖并在南方部分地区周年繁殖（王磊，2020），种种现象表明草地贪夜蛾产生的抗性对可持续防控策略构成了严峻威胁。

我国的转基因玉米产业正在稳步推进。2019年农业农村部对2个表达*Cry1Ab/epsps*和*Cry1Ab/Cry2Aj+G10evo-epsps*的转基因玉米颁发了安全证书。2020年“DBN9936”获得了多个玉米种植区生产应用的安全证书。此后，大北农培育的转*Vip3A19*和*pat*基因抗虫耐除草剂玉米“DBN9501”获得了北方春玉米区生产应用的安全证书。2021年“瑞丰125”获得了在黄淮海夏玉米区和西北内陆玉米区生产应用的安全证书（http://www.moa.gov.cn/ztzl/zjyqwgz/spxx/202104/t20210407_6365331.htm）。*Cry1F*、*Vip3A*和*Cry2Ab*等基因叠加的多个转化事件已接近完成研发过程，这些转基因抗虫玉米产品展现了良好的商业化前景（He *et al.*，2021；Liang *et al.*，2021）。2021年，农业农村部发布了《农业农村部关于修改部分种业规章的决定（征求意见稿）》，开通了转基因品种审定的绿色通道。2023年，37个转基因玉米品种通过国家农作物品种审定委员会审定，为国内首批过审公示的转基因玉米，标志着转基因商业化正式落地。因此，监测草地贪夜蛾抗Bt种群演化是一项持久且重要的工作，可为早期草地贪夜蛾抗性防治提供科学依据，并为当地的作物种植模式，以及为未来Bt玉米的种植提供理论指导。

庇护所策略能显著降低草地贪夜蛾Bt抗性进化，通过稀释抗性基因，减少抗性遗传的可能（Wu，2005；Wu，2007；Jin *et al.*，2015）。在转Bt基因作物种植区内或周围种植一定面积的非转基因作物（5%、20%），以提供足够数量的敏感个体ss与转基因作物田间存活下来的极少量的抗性纯合子rr进行交配，产生的后代杂合子rs不能在高表达转Bt基因作物上存活，从而有助于稀释抗性选择，使害虫种群中抗性等位基因频率维持在很低的水平（张谦等，2010）。开发新的高毒力毒素也是一种有效方法，自然界中还有很多毒力特异的菌株尚未被人们认识（吴继星等，1995），需筛选高活力和毒力的菌株以提高菌株对抗性昆虫各种抵御机制的适应力。也可通过合理设计，利用基因点突变改变蛋白质结构以改良毒蛋白的活性。Cry1Ac结构域Ⅰ的α5上的H168R突变以及的

结构域Ⅲ上的loop3的突变都使毒蛋白的毒力增强。另外Cry4B的结构域Ⅰ的R204突变为A后毒蛋白的杀蚊毒力增强了3倍；Cry1Ab的loop8和loop2上的突变使其对舞毒蛾*Lymantria dispar*的毒力增强了32倍（汤慕瑾等，2001）。

靶标害虫对转基因抗虫作物产生抗性是一个必然过程，抗性治理的目标是尽量延缓抗性演化进程。对于目前广泛采用的Bt抗性治理策略，靶标害虫也能进化出相应的适应机制，如棉铃虫可以通过进化Cry1Ac显性抗性来应对庇护所策略（Wu，2014；Jin *et al.*，2015）。因此，在实施抗性治理策略过程中，需要超前研究Bt抗性的机制及治理对策，在系统监测抗性的基础上实现早期预警，并根据抗性演化态势对抗性治理策略做出主动调整（吴益东，2023）。

参考文献（References）

Brent KJ. Detection and Monitoring of Resistant Forms: An Overview [M]. Washington: National Academy Press, 1986: 298–312.

Burd AD, Gould F, Bradley JR, *et al*. Estimated frequency of non-recessive Bt resistance genes in bollworm, *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) in eastern North Carolina [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2003, 96: 137–142.

Caprio MA, Sumerford DV. Evaluating Transgenic Plants for Suitability in Pest and Resistance Management Programs [M]. Netherlands: Springer Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology, 2007: 769–789.

Chen H, Huang, L, GeSang, YZ, *et al.*Analysis of migratory process and meteorological background field of *Spodoptera frugiperda* in Shandong Province in 2019 [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (4): 867–878. [陈辉, 黄乐, 格桑玉珍, 等. 2019年山东省草地贪夜蛾迁飞过程及气象背景场分析 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4): 867–878]

Chen H, Wu MF, Liu J, *et al*. The migration path and occurrence regionalization of *Spodoptera frugiperda* in China [J]. *Journal of Plant Protection*, 2020, 47 (4): 747–757. [陈辉, 武明飞, 刘杰, 等. 我国草地贪夜蛾迁飞路径及其发生区划 [J]. 植物保护学报, 2020, 47 (4): 747–757]

Farias JR, Andow DA, Horikoshi RJ, *et al*. Field-evolved resistance to Cry1F maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil [J]. *Crop Protection*, 2014, 64: 150–158.

Ge SS, He LM, He W, *et al*. The measurement of flight ability of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2019, 45 (4): 28–33. [葛世帅, 何莉梅, 和伟, 等. 草地贪夜蛾的飞行能力测定 [J]. 植物保护学报, 2019, 45 (4): 28–33]

He LM, Zhao SY, Gao XW, *et al*. Ovipositional responses of *Spodoptera frugiperda* on host plants provide a basis for using Bt-transgenic maize as trap crop in China [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20 (3): 804–814

Jiang YY, Liu J, Zeng J, *et al*. The occurrence, damage and monitoring-forecasting techniques of major migratory pests of crops in China [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2021, 58 (3):542–551. [姜玉英, 刘杰, 曾娟, 等. 我国农作物重大迁飞性害虫发生为害及监测预报技术 [J]. 应用昆虫学报, 2021 , 58 (3): 542–551]

Jin L, Wei Y, Zhang L, *et al*. Dominant resistance to Bt cotton and minor cross-resistance to Bt toxin Cry2Ab in cottonboll worm from China [J]. *Evolutionary Applications*, 2015, 6 (8): 1222–1235.

Jin L, Zhang HN, Lu YH, *et al*. Large-scale test of the natural refuge strategy for delaying insect resistance to transgenic Bt crops [J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33 (2): 169–174.

Jin MH, Shan YX, Li Q, *et al*. A novel Cry1A resistance allele of fall armyworm in the new invaded region [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2023, 244: 125392.

Jin MH, Shan YX, Peng Y, *et al.* Downregulation of a transcription factor associated with resistance to Bt toxin Vip3Aa in the invasive fall armyworm [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , 2023, 120 (44): e2306932120.

Jin MH, Tao JH, Li Q, *et al.* Genome editing of the *SfABCC2* gene confers resistance to Cry1F toxin from *Bacillus thuringiens* is in *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Integrative Agriculture* , 2021, 20 (3): 815–820.

Li WX, Chang H, Wu ZT, *et al*. Control strategies and measures for fall armyworm in Gansu [J]. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 2020, 9: 80–85. [李文学, 常浩, 吴之涛, 等. 甘肃草地贪夜蛾的防控策略及措施 [J]. 甘肃农业科技, 2020, 9: 80–85]

Liang JG, Zhang DD, Li DY, *et al*. Expression profiles of Cry1Ab protein and its insecticidal efficacy against the invasive fall armyworm for Chinese domestic GM maize DBN9936 [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20 (3): 792–803

Lu Q, Sun LY, Shi YZ *et al.* Transcriptome analysis of fall armyworm feeding on maize and sorghum [J/OL]. *Journal of Environmental Entomology*, 2025: 1–16. [陆琪, 孙利媛, 石云芝, 等. 取食玉米和高粱的草地贪夜蛾转录组分析 [J/OL]. 环境昆虫学报, 2025: 1–16]

Omoto C, Bernardi O, Salmeron E, *et al.* Field-evolved resistance to Cry1Ab maize by *Spodoptera frugiperda* in Brazil [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (9): 1727–1736.

Storer NP, Babcock JM, Schlenz M, *et al*. Discovery and characterization of field resistance to Bt maize:*Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico [J]. *Journal of Economic Entomolog*, 2010, 103 (4): 1031–1038.

Storer NP, Kubiszak ME, King JE, *et al*. Status of resistance to Bt maize in *Spodoptera frugiperda*: Lessons from Puerto Rico [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2012, 110 (3): 294–300.

Sun XX, Hu CX, Jia HR, *et al.* Case study on the first immigration of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* invading into China [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 18: 2–10.

Tabashnik BE, Brévault T, Carrière Y. Insect resistance to Bt crops:

Lessons from the first billion acres [J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31 (6): 510-521.

Tang MJ, Yu JX, Li JH, *et al*. Advances in studying Insecticidal Crystal Proteins using mutagenesis techniques [J]. *Progress in Bioengineering*, 2001, 21 (4): 54-56. [汤慕瑾, 余健秀, 李建华, 等. 利用突变技术研究杀虫晶体蛋白的进展 [J]. 生物工程进展, 2001, 21 (4): 54-56]

Wang L, Lu YY. Trend and prediction of the spread of fall armyworm in China in 2020 [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (5): 1139-1145. [王磊, 陆永跃. 2020年我国草地贪夜蛾蔓延发生趋势及预测 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (5): 1139-1145]

Wu JX, Chen ZE, Xie TJ, *et al*. A highly effective *Bacillus thuringiensis* strain against *Helicoverpa armigera* [J]. *Microbiology China*, 1995, 22 (4): 195-197. [吴继星, 陈在佴, 谢天健, 等. 一株对棉铃虫高效的苏云金杆菌 [J]. 微生物学通报, 1995, 22 (4): 195-197]

Wu KM, Guo YY. The evolution of cotton pest management practices in China [J]. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50 (1): 31-52

Wu KM. Control strategies for fall armyworm in China [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (2): 1-5. [吴孔明. 中国草地贪夜蛾的防控策略 [J]. 植物保护, 2020 46 (2): 1-5]

Wu KM. Monitoring and management strategy for *Helicoverpa armigera* resistance to Bt cotton in China [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2007, 95 (3): 22-223.

Wu QL, Jiang YY, Wu KM. Pathway analysis of *Spodoptera frugiperda* immigration from Myanmar to China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (2): 16, 18. [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 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): 16, 18]

Wu YD, Guan F, Shen HW, *et al*. Progress of resistance status and molecular mechanism of Bt protein Cry1Ac in cotton bollworm in China [J]. *Journal of Plant Protection*, 2021, 48 (5): 958-963. [吴益东, 管放, 沈慧雯, 等. 我国棉铃虫对Bt蛋白Cry1Ac抗性现状及分子机制研究进展 [J]. 植物保护学报, 2021, 48 (5):958-963]

Wu YD. Detection and mechanisms of resistance evolved in in-sects to cry toxins from *Bacillus thuringiensis* [J]. *Advances in Insect Physiology*, 2014, 47: 297-342

Xu YL, Li ZY, Chen J, *et al*. Assessment of potential economic losses caused by wheat industry in China [J]. *Journal of Plant Protection*, 2020, 47 (4): 740-746. [徐艳玲, 李昭原, 陈杰, 等. 草地贪夜蛾对我国小麦产业造成的潜在经济损失评估 [J]. 植物保护学报, 2020, 47 (4): 740-746]

Yang F, Morsello S, Head GP, et al. F2 screen, inheritance and cross-resistance of field-derived Vip3A resistance in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) collected from Louisiana, USA [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74 (8): 1769-1778.

Zhang LY, Wang F, Wan XS, *et al*. Study on reproductive behavior and circadian rhythm of fall armyworm [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2022, 44 (3): 509-522. [张罗燕, 汪分, 万小双, 等. 草地贪夜蛾生殖行为及其昼夜节律研究 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (3): 509-522]

Zhang Q, Guo F, Liang GM, *et al*. Study on resistance development and resistance management strategies of major target pests in transgenic cotton [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2010, 32 (2): 256-263. [张谦, 郭芳, 梁革梅, 等. 转基因棉花主要靶标害虫的抗性发展及抗性治理策略研究 [J]. 环境昆虫学报, 2010, 32 (2): 256-263]

Zhao SY. Migration Activity, Population Occurrence and Key Control Measures of Grassland Fall Armyworm in Southern Yunnan [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2023: 11-12. [赵胜园. 滇南草地贪夜蛾的迁移活动、种群发生与关键控制措施 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2023: 11-12]