

Cry1C 蛋白对 4 种棉花害虫的致死效果

吕丽敏, 张 帅, 雒珺瑜, 王春义, 朱香镇, 王 丽, 张利娟, 崔金杰*

中国农业科学院棉花研究所/棉花生物学国家重点实验室, 河南 安阳 455000

摘要:【背景】苏云金芽胞杆菌(*Bt*)属革兰氏阳性细菌,是目前世界上应用最广泛的杀虫剂。来自 *Bt* 的 *Cry1Ac* 基因自 1997 年商业化以来,其产生的蛋白对棉铃虫、红铃虫等鳞翅目害虫起到了很好的控制作用。但该基因对甜菜夜蛾、斜纹夜蛾、玉米螟等害虫的控制作用较差,因此,需要寻找新的 *Bt* 基因亚型控制上述害虫。【方法】将 *Cry1C* 蛋白加到人工饲料上形成药膜后,接入低龄幼虫进行生物测定,以常规不加毒蛋白的饲料为对照,计算 1、3、5、7 d 后不同害虫的校正死亡率。【结果】随着 *Cry1C* 蛋白浓度的增加及时间的延长,甜菜夜蛾和斜纹夜蛾的校正死亡率逐渐升高,*Cry1C* 浓度为 $10 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,处理 7 d 后,甜菜夜蛾和斜纹夜蛾的校正死亡率分别为 100% 和 85.42%,表明甜菜夜蛾比斜纹夜蛾更敏感,而棉铃虫和玉米螟对 *Cry1C* 蛋白的敏感性较差。【结论与意义】*Cry1C* 基因可作为控制棉田甜菜夜蛾和斜纹夜蛾的有价值的候选基因,但是对棉铃虫和玉米螟无效。该研究为筛选新的 *Bt* 基因亚型用于防治不同的棉花害虫提供了数据参考。

关键词: *Cry1C* 蛋白; 甜菜夜蛾; 斜纹夜蛾; 玉米螟; 棉铃虫

The controlling effect of *Cry1C* protein on four species of cotton insect pest

Li-min LÜ, Shuai ZHANG, Jun-yu LUO, Chun-yi WANG, Xiang-zhen ZHU,

Li WANG, Li-juan ZHANG, Jin-jie CUI*

State Key Laboratory of Cotton Biology/Institute of Cotton Research, Chinese Academy of
Agricultural Sciences, Anyang, Henan 455000, China

Abstract: 【Background】*Bacillus thuringiensis* (*Bt*) is a Gram-positive bacterium that is used as a biological pesticide world-wide. *Cry1Ac* gene from *Bt* has been commercialized since 1997, and has been able to control cotton bollworm and pink bollworm. However, *Cry1Ac* gene is not as good to control *Spodoptera exigua*, *Prodenia litura*, *Pyrausta nubilalis*, etc. Therefore, it is necessary to search for a new gene isoform of *Bt* to control these pests. 【Method】Different concentrations of *Cry1C* were added to the surface of artificial diet of these three insects and bioassays were conducted in the laboratory. The control received no *Cry1C* artificial diet. Mortality was recorded at 1, 3, 5 and 7 d. 【Result】The results showed that mortality of *A. caterpillar* and *P. litura* increased gradually with increases in concentration and treatment time of *Cry1C*. At the $10 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ *Cry1C*, mortalities of *A. caterpillar* and *P. litura* were 100% and 85.42%. *A. caterpillar* was more sensitive to *Cry1C* than *P. litura*. However, *O. nubilalis* and *Helicoverpa armigera* were not sensitive to *Cry1C*. 【Conclusion and significance】*Cry1C* may be a valuable candidate gene for controlling *A. caterpillar* and *P. litura*, but ineffective on *O. nubilalis* and *H. armigera*. This study provides a new *Bt* gene type that can be used to control the different insect pests on the cotton plant.

Key words: *Cry1C* protein; *Asparagus caterpillar*; *Prodenia litura*; *Ostrinia nubilalis*; *Helicoverpa armigera*

苏云金芽胞杆菌(*Bacillus thuringiensis*, *Bt*)属革兰氏阳性细菌,是目前世界上应用最广泛的杀虫剂。该菌株能够产生伴孢晶体蛋白,又称杀虫晶体蛋白

(insecticidal crystal protein, ICP)或 δ -内毒素;该毒素对鳞翅目、膜翅目、鞘翅目、双翅目、直翅目、半翅目、食毛目等多种昆虫,以及螨类、线虫和原生动物

收稿日期(Received): 2015-09-29 接受日期(Accepted): 2015-10-10

基金项目: 国家棉花产业技术体系(CARS-18-13)

作者简介: 吕丽敏,女,助理研究员。研究方向: 棉花抗虫性分子调控机理。E-mail: llm0372@126.com

* 通讯作者(Author for correspondence), E-mail: cuijinjie@126.com

等都具有特异的杀虫活性(Schnepf *et al.*, 1998)。

我国棉花害虫共有 300 多种,其中常发性害虫 30 多种,包括鳞翅目、膜翅目、鞘翅目等(中国农业科学院棉花研究所, 2013)。1997 年转 *Bt*(*Cry1Ac*) 基因棉花开始商品化种植,有效控制了棉铃虫的暴发为害(吴孔明, 2007)。转 *Bt*(*Cry1Ac*) 基因对棉铃虫大范围控制后,棉田其他害虫如甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner)、斜纹夜蛾 *Prodenia litura* (Fabricius)、玉米螟 *Pyrausta nubilalis* (Hübner) 等对棉花的危害也需引起重视;其中,甜菜夜蛾于 2001 年在中国被列入重要害虫的潜在暴发名单(石宏等, 2006; Wu *et al.*, 2009)。因此,在保证 *Bt*(*Cry1Ac*) 基因继续发挥作用的同时,需要不断挖掘寻找新的基因以防止上述害虫对棉花造成新的更大危害,保证棉花产业的健康发展(王庆龙等, 1986; 杨进等, 2010)。挖掘的新基因在利用前首先要进行安全评价,旨在探明其对环境可能造成的影响。据报道(吕玲玲, 2006; 王庆龙等, 1986), *Cry1C* 基因被转入到蔬菜作物后,对甜菜夜蛾的控制作用较好。此外,该基因还对伯莎夜蛾 *Mamestra configurata* Walker (Hernández-Martínez *et al.*, 2008)、小菜蛾 *Plutella xylostella* L. (Masson *et al.*, 1998)、粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* (Hübner) (Tabashnik *et al.*, 2000) 等有较好的控制作用。但是该基因转入棉花后的控制效果还未知。

本研究将不同浓度的 *Cry1C* 蛋白加到人工饲料中,通过室内试验评价 *Cry1C* 对甜菜夜蛾、斜纹夜蛾、棉铃虫和玉米螟低龄幼虫的控制作用,旨在为转基因棉花筛选新的基因提供数据参考。

1 材料与方法

1.1 试虫

选取棉铃虫、甜菜夜蛾、斜纹夜蛾和玉米螟为供试昆虫;昆虫龄期均为 1 日龄。4 种昆虫均为本实验室饲养的敏感品系。

1.2 人工饲料

人工饲料配方参照胡凤林等(2008)、黄艳君和浦冠勤(2011)、卢美光等(1999)和周大荣等(1980)改进而成。

1.3 Cry1C 纯蛋白

Cry1C 纯蛋白购自 Sigama 公司, -20 °C 冰箱保存备用。

1.4 试验方法

饲料制备:按照每种昆虫的人工饲料配方,称取各个饲料组分,混合均匀、熬制,将饲料倒入 24 孔生测板,倒入时要不断地水平摇动,保证表面平滑。配制含 *Cry1C* 蛋白的溶液,浓度分别为 0.31、0.63、1.25、2.50、5.00、10.00、20.00 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$,以加 100 μL 的无菌水作对照。待饲料凝固后向每个孔中加入 *Cry1C* 蛋白溶液 100 μL ,过夜放置,使毒蛋白溶液渗入饲料中。

接虫:用毛笔将 1 龄幼虫轻轻挑入 24 孔生测盒,每个孔接 1 头虫,以不加入毒蛋白饲料为对照,每板为 1 个重复,共 3 次重复。用盖子封好,防止逃逸。将接虫的 24 孔盒放到养虫室培养(L:D=14 h:10 h, 温度 26 °C,相对湿度 70%)。

结果记录:每隔 1 d 调查死亡虫口数。分别记录接虫后 1、3、5、7 d 后不同处理中害虫的死亡情况,计算校正死亡率。

1.5 数据处理

死亡率(%) = 死亡虫数/接虫数 $\times 100$;校正死亡率(%) = (处理组死亡率 - 对照组死亡率)/(1 - 对照组死亡率) $\times 100$ 。

数据处理和方差计算利用 Excel 办公软件、DPS 7.0 和 SPSS 软件进行。

2 结果与分析

2.1 Cry1C 毒蛋白对甜菜夜蛾的致死效果

Cry1C 毒蛋白对甜菜夜蛾 1 龄幼虫的生物测定结果见表 1。随着 *Cry1C* 毒蛋白浓度的升高,甜菜夜蛾幼虫校正死亡率明显上升。方差分析结果表明,处理后 1 d,甜菜夜蛾的校正死亡率差异不显著。处理后 3 d, *Cry1C* 浓度为 5.0 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,校正死亡率为 48.49%;处理后 5 d, *Cry1C* 浓度为 1.25 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,校正死亡率为 70.69%;处理后 7 d, *Cry1C* 的浓度为 1.25 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,校正死亡率为 94.00%,以上差异均达到显著水平。因此,甜菜夜蛾对 *Cry1C* 的敏感性测定的时间点应选择为 5 d。

2.2 Cry1C 毒蛋白对斜纹夜蛾的致死效果

不同浓度的 *Cry1C* 对斜纹夜蛾的致死效果见表 2。在同一浓度条件下,随着处理时间的延长,斜纹夜蛾的死亡率逐渐上升;在相同的调查时间下,随着 *Cry1C* 毒蛋白浓度的增大,斜纹夜蛾的死亡率逐渐增加。在处理 1、3 d,当 *Cry1C* 浓度为 2.50 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$

时,校正死亡率差异达显著水平;处理后 5 d,Cry1C 的浓度为 1.25 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,校正死亡率为 60.72%,以及处理后 7 d,Cry1C 的浓度为 5.00 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 时,校正死亡率为 75.00%,差异均达显著水平。因此,斜纹夜蛾对 Cry1C 的敏感性测定的时间点应选择为 5 d。

表 1 不同处理时间及不同浓度 Cry1C 毒蛋白处理后甜菜夜蛾的校正死亡率
Table 1 Mean mortality ($\pm SD$) of *S. exigua* at different times and concentrations of Cry1C gene

浓度 Concentration ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$)	校正死亡率 Mean mortality (%)			
	1 d	3 d	5 d	7 d
CK	—	—	—	—
0.31	9.72 $\pm$ 1.39abA	22.73 $\pm$ 7.88cC	44.83 $\pm$ 7.51cB	66.00 $\pm$ 10.00cB
0.63	8.33 $\pm$ 0.00abA	30.31 $\pm$ 1.51cBC	48.28 $\pm$ 7.90cB	78.00 $\pm$ 7.21bcAB
1.25	12.50 $\pm$ 0.00aA	39.40 $\pm$ 6.60bcBC	70.69 $\pm$ 4.56bAB	94.00 $\pm$ 3.46abA
2.50	5.56 $\pm$ 1.39abA	36.37 $\pm$ 5.25bcBC	79.31 $\pm$ 8.96abA	94.00 $\pm$ 3.46abA
5.00	2.78 $\pm$ 1.39bA	48.49 $\pm$ 4.01bB	89.66 $\pm$ 7.90abA	98.00 $\pm$ 2.00aA
10.00	12.50 $\pm$ 4.81aA	80.30 $\pm$ 6.61aA	96.55 $\pm$ 3.45aA	100.00 $\pm$ 0.00aA
20.00	8.33 $\pm$ 2.40abA	71.21 $\pm$ 5.46aA	98.28 $\pm$ 1.72aA	100.00 $\pm$ 0.00aA

同列数据后附不同大、小写字母者分别表示经 Duncan 氏法多重比较在 0.01、0.05 水平上差异显著。
Different capital and small letters represent significant differences among treatments at 0.01 and 0.05 level respectively when using a Duncan's multiple ranging test.

表 2 不同处理时间及不同浓度 Cry1C 毒蛋白处理后斜纹夜蛾的校正死亡率
Table 2 Mean mortality ($\pm SD$) of *Prodenia litura* at different time and concentrations of Cry1C gene

浓度 Concentration ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$)	校正死亡率 Mean mortality (%)			
	1 d	3 d	5 d	7 d
CK	—	—	—	—
0.31	6.25 $\pm$ 2.71dC	28.81 $\pm$ 2.94dD	30.36 $\pm$ 5.36cB	35.42 $\pm$ 17.80cB
0.63	7.81 $\pm$ 3.13dBC	38.98 $\pm$ 7.77cdCD	48.22 $\pm$ 13.95bcAB	50.00 $\pm$ 13.01bcAB
1.25	15.63 $\pm$ 2.70cdBC	42.37 $\pm$ 8.48cdBCD	60.72 $\pm$ 6.44abAB	64.59 $\pm$ 9.08abcAB
2.50	28.13 $\pm$ 4.14bcAB	52.54 $\pm$ 3.39bcABCD	66.07 $\pm$ 7.78abAB	66.67 $\pm$ 9.08abcAB
5.00	42.19 $\pm$ 6.25abA	67.79 $\pm$ 11.87abABC	73.22 $\pm$ 3.09aA	75.00 $\pm$ 3.61abAB
10.00	46.88 $\pm$ 8.27aA	72.88 $\pm$ 1.69abAB	78.57 $\pm$ 6.19aA	85.42 $\pm$ 2.08aA
20.00	48.44 $\pm$ 7.16aA	77.96 $\pm$ 4.48aA	83.93 $\pm$ 3.09aA	85.42 $\pm$ 2.08aA

同列数据后附不同大、小写字母者分别表示经 Duncan 氏法多重比较在 0.01、0.05 水平上差异显著。
Different capital and small letters represent significant differences among treatments at 0.01 and 0.05 level respectively when using a Duncan's multiple ranging test.

2.3 Cry1C 毒蛋白对棉铃虫和玉米螟的致死效果

对棉铃虫生物测定结果见表 3。Cry1C 毒蛋白对棉铃虫的致死效果较差。不同处理天数的调查结果表明,随着 Cry1C 浓度的升高,对棉铃虫的致死作用不明显;在相同调查时间不同毒蛋白浓度处理下,该毒素对棉铃虫的校正死亡率的差异均未达显著水平。

对玉米螟的生物测定结果如表 4 所示。Cry1C 对玉米螟的致死效果较差。不同处理时间的调查结果表明,玉米螟的校正死亡率并未随浓度的升高呈现有规律的升高,其不同浓度处理之间的校正死亡率差异不显著。

以上结果表明,棉铃虫和玉米螟作为 Cry1C 毒蛋白的靶标昆虫并不适合,即该毒蛋白的基因并不能作为控制鳞翅目害虫棉铃虫和玉米螟的外源基因转入受体植物。

3 讨论

本研究将不同浓度的 Cry1C 毒素加到人工饲料上饲喂甜菜夜蛾、棉铃虫、斜纹夜蛾和玉米螟等 4 种为害棉花的害虫,通过计算不同昆虫在不同浓度 Cry1C 以及不同处理时间下对应的校正死亡率,评价 4 种昆虫对 Cry1C 毒素的敏感性,从而筛选 Cry1C 的靶标害虫,为选择新的基因通过转化的方法控制以上棉花害虫提供先期评价数据。试验结果表明,甜菜夜蛾对 Cry1C 毒蛋白最敏感,在 10 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ Cry1C 浓度条件下处理 5 d,甜菜夜蛾的校正死亡率达到 96.55%;斜纹夜蛾的校正死亡率为 78.57%,对该毒素的敏感性次之;而 Cry1C 对棉铃虫和玉米螟的致死作用较差。

表 3 不同处理时间及不同浓度 Cry1C 毒蛋白处理后棉铃虫的校正死亡率
Table 3 Mean mortality ($\pm SD$) of *H. armigera* at different time and concentrations of *Cry1C* gene

浓度 Concentration ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$)	校正死亡率 Mean mortality (%)			
	1 d	3 d	5 d	7 d
CK	—	—	—	—
0.31	0.00 $\pm$ 0.00aA	0.00 $\pm$ 0.00aA	0.00 $\pm$ 0.00aA	0.00 $\pm$ 0.00aA
0.63	0.00 $\pm$ 0.00aA	0.00 $\pm$ 0.00aA	0.00 $\pm$ 0.00aA	1.39 $\pm$ 1.39aA
1.25	0.00 $\pm$ 0.00aA	1.39 $\pm$ 1.39aA	1.39 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39aA
2.50	0.00 $\pm$ 0.00aA	1.39 $\pm$ 1.39aA	1.39 $\pm$ 1.39aA	1.39 $\pm$ 1.39aA
5.00	1.39 $\pm$ 0.00aA	1.39 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39aA
10.00	0.00 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39aA
20.00	1.39 $\pm$ 1.39aA	1.39 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 2.78aA	4.17 $\pm$ 2.40aA

同列数据后附不同大、小写字母者分别表示经 Duncan 氏法多重比较在 0.01、0.05 水平上差异显著。
Different capital and small letters represent significant differences among treatments at 0.01 and 0.05 level respectively when using a Duncan's multiple ranging test.

表 4 不同处理时间及不同浓度 Cry1C 毒蛋白处理后玉米螟的校正死亡率
Table 4 Mean mortality ($\pm SD$) of *Pyrausta nubilalis* at different time and concentrations of *Cry1C* gene

浓度 Concentration ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$)	校正死亡率 Mean mortality (%)			
	1 d	3 d	5 d	7 d
CK	—	—	—	—
0.31	0.00 $\pm$ 0.00aA	0.00 $\pm$ 0.00bA	0.00 $\pm$ 0.00aA	1.39 $\pm$ 1.39aA
0.63	1.39 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39abA	2.78 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 2.78aA
1.25	1.39 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39abA	4.17 $\pm$ 4.17aA	4.17 $\pm$ 2.40aA
2.50	1.39 $\pm$ 1.39aA	2.78 $\pm$ 1.39abA	4.17 $\pm$ 2.40aA	5.56 $\pm$ 1.39aA
5.00	2.78 $\pm$ 1.39aA	5.56 $\pm$ 3.67abA	2.78 $\pm$ 2.78aA	6.94 $\pm$ 6.94aA
10.00	4.17 $\pm$ 2.40aA	9.72 $\pm$ 5.01aA	5.56 $\pm$ 2.78aA	9.72 $\pm$ 6.05aA
20.00	5.56 $\pm$ 3.67aA	8.33 $\pm$ 2.40abA	6.94 $\pm$ 2.78aA	12.50 $\pm$ 2.41aA

同列数据后附不同大、小写字母者分别表示经 Duncan 氏法多重比较在 0.01、0.05 水平上差异显著。
Different capital and small letters represent significant differences among treatments at 0.01 and 0.05 level respectively when using a Duncan's multiple ranging test.

曾晓慧等(1999)研究了苏云金杆菌 Cry1C 毒素对甜菜夜蛾幼虫生长发育、存活及取食行为的影响,当饲料中毒素浓度增高时,幼虫历期延长,存活率降低,对饲料的拒食作用和选择作用增强,取食量和生长量减少。本试验研究了 Cry1C 毒蛋白对甜菜夜蛾存活情况的影响,结果与其一致,说明 *Cry1C* 基因作为遗传转化材料来控制甜菜夜蛾危害有潜在的利用价值。此外,试验还研究了该毒素对棉铃虫的致死效果,结果表明,Cry1C 毒蛋白对棉铃虫的效果较差。目前,已经商业化的转基因棉花转入的 *Bt* 基因为 Cry1Ac/Ab 融合蛋白,若转基因棉花能同时控制棉铃虫和甜菜夜蛾等多种害虫,构建双价的转基因体系最为可行,可实现同时控制 2 种或多种靶标害虫的目的。但是还需评价 *Cry1Ac/Ab* 和 *Cry1C* 基因同时利用时,是否会有效果的叠加。

本试验还研究了 Cry1C 毒素对斜纹夜蛾和玉米螟的致死效果,该毒素对斜纹夜蛾有一定的致死作用,而对玉米螟几乎无效;因此,可以把 *Cry1C* 基因用于辅助控制斜纹夜蛾。长期以来,玉米螟在棉

花上也是一种重要害虫,并对棉花产生较重的为害(刘立春等,1996;杨益众等,1996)。试验探讨了 Cry1C 毒素对玉米螟的控制效果,但结果并不理想,说明玉米螟不是该毒素的靶标害虫。目前已有报道,将经过改良的 *Cry1C** 转入受体玉米对玉米螟有较好的控制作用(Du *et al.*,2014)。因此,可尝试将该基因转入棉花,形成双价或多加价抗虫棉花,实现抗多种害虫的目的。但是转入的多个基因之间是有无拮抗作用还需进一步试验研究。

参考文献

胡凤林,彭正松,蔡平钟,王闵霞,龙虎,曲继鹏,陈先红,2008. 甜菜夜蛾的人工饲养方法. 安徽农业科学, 36(1): 68-69.

黄艳君,浦冠勤,2011. 斜纹夜蛾的人工饲养技术. 中国蚕业, 76(3): 76-79.

刘立春,顾国华,陈建军,杨顾新,邵晓泉,1996. 棉田玉米螟的为害损失研究. 昆虫学报, 39(1): 109-111.

卢美光,范贤林,魏岑,1999. 棉铃虫人工饲料的改进与应用. 植物保护, 25(4): 53-54.

- 吕玲玲, 2006. 转 *cry1c* 基因结球白菜对鳞翅目昆虫的抗性. 吉林蔬菜 (5): 35-37.
- 石宏, 张立富, 花保祯, 米湘成, 魏伟, 张永军, 马克平, 2006. 二级营养级水平上 Bt 蛋白的杀虫活性. 科学通报, 51(5): 546-550.
- 王庆龙, 许秀芬, 程味勇, 邵民强, 1986. 玉米螟为害棉花情况调查. 植物保护 (4): 52.
- 吴孔明, 2007. 我国 Bt 棉花商业化的环境影响与风险管理策略. 农业生物技术学报, 15(1): 1-4.
- 杨进, 杨益众, 刘学儒, 秦玉金, 丁涛, 2010. 不同品种棉花对斜纹夜蛾种群增长的影响. 江苏农业科学, 3(6): 186-190.
- 杨益众, 戴志一, 黄东林, 王春安, 王庆林, 高泰东, 王生元, 张银贵, 高联义, 1996. 棉田玉米螟虫量分布与取食为害关系的研究. 江苏农学院学报, 17(3): 75-78.
- 曾晓慧, 喻子牛, 胡萃, 1999. 苏云金杆菌 Cry1C 毒素对甜菜夜蛾幼虫生长发育、存活及取食行为的影响. 浙江农业大学学报, 25(1): 62-66.
- 中国农业科学院棉花研究所, 2013. 中国棉花栽培学. 上海: 上海科学技术出版社.
- 周大荣, 王玉英, 刘宝兰, 剧正理, 1980. 玉米螟人工大量繁殖研究: I. 一种半人工饲料及其改进. 植物保护学报, 7(2): 113-122.
- Du D X, Geng C J, Zhang X B, Zhang Z X, Zheng Y L, Zhang F D, Lin Y J and Qiu F Z, 2014. Transgenic maize lines expressing a *cry1C** gene are resistant to insect pests. *Plant Molecular Biology Reporter*, 32(2): 549-557.
- Hernández-Martínez P, Ferré J and Escriche B, 2008. Susceptibility of *Spodoptera exigua* to 9 toxins from *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 97(3): 245-250.
- Masson L, Erlandson M, Puzstai-Carey M, Brousseau R, Juárez-Pérez V and Frutos R, 1998. A holistic approach for determining the entomopathogenic potential of *Bacillus thuringiensis* strains. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(12): 4782-4788.
- Schnepf E, Crickmore N, van Rie J, Lereclus D, Baum J, Feitelson J, Zeigler D R and Dean D H, 1998. *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 62(3): 775-806.
- Tabashnik B E, Johnson K W, Engleman J T and Baum J A, 2000. Cross-resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1Ja in a strain of diamondback moth adapted to artificial diet. *Journal of Invertebrate Pathology*, 76(1): 81-83.
- Wu G, Harris M K, Guo J Y and Wan F H, 2009. Response of multiple generations of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), feeding on transgenic Bt cotton. *Journal of Applied Entomology*, 133(2): 90-100.

(责任编辑:郭莹)