

计算机模型在鳞翅目害虫对转 Bt 基因作物抗性治理中的应用

高丽娜^{1,2}, 封洪强^{1,2*}, 王运兵¹

(1. 河南科技学院 资源与环境学院, 河南 新乡 453003; 2. 河南省农业科学院 植物保护研究所/
河南省农作物病虫害防治重点实验室/农业部华北南部作物有害生物综合治理重点实验室, 河南 郑州 450002)

摘要: 种植转 Bt 基因作物对保护作物免受害虫危害十分有效,但在整个生长季节转 Bt 基因作物持续表达 Bt 毒素,迫使害虫在高选择压下加速对转基因作物的抗性进化。计算机模型在靶标害虫抗性进化的预测与抗性治理策略的评估中起到了重要的作用。综述了计算机模型在鳞翅目害虫对转 Bt 基因作物抗性治理中的应用,并对今后抗性治理策略研究中计算机模型模拟的发展方向进行了展望。

关键词: 转基因作物; Bt 毒素; 害虫抗性进化; 计算机模拟模型; 抗性治理

中图分类号: S433.4 TP391 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)11-0001-06

Application of Computer Simulation Models in Resistance Management of Lepidopteran Pests to Transgenic Bt Crops

GAO Li-na^{1,2}, FENG Hong-qiang^{1,2*}, WANG Yun-bing¹

(1. College of Resources and Environment, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, China;
2. Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences/Henan Key Laboratory of
Crop Pest Control/MOA's Regional Key Lab of Crop IPM in Southern Part of Northern China,
Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Planting crops expressing *Bacillus thuringiensis* (Bt) toxin gene is very effective to protect crops from pest damage, while transgenic plants express insecticidal protein sustainably in the whole growing season, which forces target pests to accelerate resistance evolution under high selection pressure. Simulation with computer models plays an important role in predicting resistance evolution of target pests and assessing resistance management strategies. This paper reviewed the applications of computer models in resistance management of target pests to transgenic Bt crops, and discussed the future development trend of computer model simulation leading to better resistance management strategy.

Key words: transgenic crop; *Bacillus thuringiensis* toxin; insect resistance evolution; computer simulation model; resistance management

20 世纪 70—80 年代,为延缓害虫对化学杀虫剂抗性的产生,许多学者使用计算机模型来研究影响抗性进化各因素之间的相互作用及害虫抗药性的

治理策略,提出计算机模拟模型作为害虫抗药性管理的工具,是害虫防治的一个组成部分^[1]。作为一种防治害虫的新产品,转苏云金芽孢杆菌(Bt)杀虫

收稿日期: 2014-05-24

基金项目: 转基因生物新品种培育重大专项(2014ZX08012-004)

作者简介: 高丽娜(1989-),女,河南新乡人,在读硕士研究生,研究方向: 农业昆虫与害虫防治。E-mail: gln0103_love@163.com

* 通讯作者: 封洪强(1973-),男,河北吴桥人,研究员,博士,主要从事转基因抗虫作物的生态风险评估与可持续利用及农业有害生物监测预警方面的研究。E-mail: feng_hq@163.com

蛋白基因的植物能够持续表达 Bt 毒素基因,有效杀死鳞翅目害虫^[2]。转 Bt 基因作物自从 1996 年开始商业化种植以来,在全球范围内的种植面积逐年上升,一些国家 Bt 玉米和 Bt 棉花等转基因作物的种植面积几乎达到了 100%^[3],这对保护作物免受鳞翅目害虫危害十分有效,成为害虫防治不可或缺的工具。但是,转 Bt 杀虫蛋白基因植物在整个生长季节持续表达 Bt 毒素,迫使害虫在高选择压下加速对转基因植物的抗性进化^[4]。如何延缓靶标害虫对 Bt 作物的抗性进化,实现转基因作物的可持续利用是转基因作物商业化必须面对的问题。计算机模拟模型作为一种评估害虫抗性进化的重要工具,在研究害虫对转 Bt 基因植物的抗性进化以及抗性治理策略的制定过程中发挥了重要作用^[5]。为此,对这一领域的研究进展进行综述,以期预测田间害虫种群抗性发展趋势、延缓害虫抗性进化、制定合理有效的控制策略提供有力的技术支持,并对今后计算机模型在抗性治理中的应用发展方向进行了讨论。

1 计算机模拟模型的定义

在昆虫学领域,计算机模拟模型是在已有的数据采集工作的基础上,使用 Fortran 语言、Basic 语言、C 语言及 C++ 等面向对象程序设计的计算机语言,把各种昆虫及自然环境条件抽象成类,用消息传递来表示昆虫种群内昆虫与昆虫、昆虫与环境之间的相互作用,再结合先进的数学算法,建立起来的与现实世界有最大相似性的昆虫模型^[6]。计算机模拟模型和数学模型都是基于数学运算,均可以反映昆虫种群数量和质量发生变化的过程^[7],但二者之间有很大的差别。国内外研究较多的关于昆虫种群动态的 Logistic 方程和矩阵模型等都属于数学模型^[6],这种模型比较简单,不需要依赖计算机,根据试验数据通过普通的数学计算即可完成,而计算机模拟模型必须利用计算机编程才能够实现,如空间明确的随机模型^[5,8]。近些年关于害虫对 Bt 毒素抗性进化和抗性治理措施评估的模型研究均需借助于计算机,这些模拟模型是在大量田间数据或室内生物数据基础上,通过计算编程模拟完成的。这种计算机模拟模型要求建模者充分了解田间生态系统和害虫之间的相互作用,考虑到影响害虫的各种生态因子,而且必须借助于计算机才能完成。

2 计算机模型模拟的方法与步骤

利用计算机进行害虫抗性进化方面的模型模拟一般要经过以下几个步骤:建模、模型的有效性验

证、灵敏度分析和模型模拟。

(1)建模。建模是创造一个概念上的、能够图解并使用各种算法和数学方法来表现实际情况的过程。建模者首先要选择模拟的对象及确定建模的目的,即想要通过模型解决什么样的问题,然后确定模型模拟的时间范围和最大空间界限。根据既定的方向查阅大量的文献,获取与自己研究内容相关的数据并做好记录。在建模前针对模拟对象做好模型假设,结合相关理论知识、害虫生物学知识、数学算法、遗传算法等进行建模,或利用已有的相关模型中的建模技术进行建模。在建模过程中,要充分了解害虫与田间生态系统之间的相互作用,确定模型涉及的因素;对于模型中害虫发育、作物发育、农事操作等模型参数的确定,应查阅相关文献或根据已有的数据建立数学函数;不同的模拟变量应换算成合适的计算单位。模型每模拟到一个新的阶段应根据既定的时间步长及时更新模拟结果。

(2)有效性验证。具有较高可信度的计算机模型能使模型模拟结果与实际观察结果尽可能一致或具有最大相似性。为了创造一个可靠的模型,需要将模型输出结果与已有的田间监测数据和室内生物数据等独立数据进行比较,检查差异显著性。模型验证可以帮助建模者确定模型的准确度、精确度及可靠性,检查模型是否达到了建模的目的。如果所建立的模型模拟结果和实际测得数据不相符或差异较大,则应检查数学算法和计算机代码之间的转换,调整模型参数或变量重新模拟,直至模拟结果与实际数据发展趋势相似或一致。

(3)灵敏性分析。模型灵敏性分析是关于模型中某个或某几个敏感性较强的模型参数对模型模拟结果带来的影响及其影响程度的分析。灵敏度分析有助于发现对模拟模型产生重要影响的因素,例如害虫对转 Bt 基因作物抗性进化模型的灵敏性分析是通过检查每个与抗性位点基因频率有关的模型参数的变化对抗性进化速度的影响来确定重要的影响因素^[8]。灵敏性分析发现抗性位点基因初始频率、越冬存活率、产卵率等因素对害虫抗性进化影响很大,因此在制定抗性治理策略时,这些因素被作为重要因素予以考虑。许多这样的重要参数有时充满变数或不能准确测定,因此,灵敏性分析可以指导将来试验数据的采集,降低试验过程中数据的不确定性。模型输出结果对模型参数的变化敏感性越低,基于此模型结果作出的决策越有说服力,则模型的鲁健性越强。

(4)模型模拟。如果模型稳定性较好,输出结果

与已有数据拟合度较高,则可以运行模型进行模拟及预测。模型模拟一般用于害虫抗性治理策略的确定、风险评估及经济效益评估。一种新的害虫抗性治理策略是否可行,以及采取此策略后会带来什么样的风险及经济效益,在田间大面积推广之前需要经过全面的评估。模型模拟可以满足此要求,预测可能出现的结果并能及时调整重新考虑策略的选取。

3 计算机模型模拟在害虫抗性治理中的贡献

从早期害虫对杀虫剂产生抗性到目前对转 Bt 基因作物产生抗性,计算机模型在制定害虫抗性治理策略中发挥了重要作用。人们利用计算机模型研究害虫抗性进化及治理的主要成果为“高剂量/庇护所”策略和基因累加策略的确立和实施,近年来又讨论了害虫抗性适合度对其抗性进化的影响及在制定抗性治理策略时的作用。

3.1 “高剂量/庇护所”策略

许多模型研究表明,“高剂量/庇护所”策略是转基因作物抗性管理最为有效的方法^[9]。该策略能否有效实施取决于 3 个基本假设条件:(1) Bt 作物表达较高剂量的杀虫蛋白,能够杀死几乎所有的抗性杂合个体和敏感性个体,使靶标害虫对 Bt 杀虫蛋白的抗性表现为完全隐性或不完全隐性;(2) 害虫种群初始抗性基因频率较低;(3) 转基因作物田和庇护作物田雌雄成虫可以随机交配。而应用模型模拟分析害虫抗性治理策略也都以这 3 个条件为模型基本假设,并综合遗传学、生物学、昆虫种群动态及农事操作等与害虫抗性进化有关的因素加以探索^[1,10-12]。

空间明确的计算机模型能够研究 Bt 植物与非 Bt 植物在空间上如何布局才能达到最佳的害虫抗性延缓效果,为制定害虫抗性治理策略提供理论支持。1994 年 Tabashnik^[13]通过模型模拟认为,Bt 植物和非 Bt 植物混合播种在同一田块的“种子混合”策略能够延缓害虫的抗性进化。但是,Davis 等^[14]报道,与 Bt 作物和非 Bt 作物种植在不同田块的“庇护所”策略相比,“种子混合”策略中害虫的抗性发展会更快,即“庇护所”策略能更有效地延缓害虫的抗性进化。Onstad 等^[10]比较研究了 4 种延缓玉米螟抗性进化的措施,结果表明,种植非 Bt 玉米的“庇护所”策略优于其他 3 种策略(“种子混合”策略、仅种植 2 行非 Bt 玉米、Bt 玉米和非 Bt 玉米轮作)。Peck 等^[11]通过空间明确的随机模型模拟发现,在相同田块连年种植庇护植物与不同年份随机选择种植庇护植物相比,能更有效地推后 Bt 棉田烟芽夜蛾

(*Heliothis virescens*) 抗性产生的时间。

在国外,种植 Bt 作物的同时种植一定比例的非 Bt 作物作为靶标害虫的庇护所对延缓害虫抗性起到了十分重要的作用,而该策略也一直被认为是棉铃虫对 Bt 毒素还未产生普遍抗性的主要原因^[15]。我国作物种植模式不同于美国、澳大利亚、印度等国家的大面积种植方式,多样化的种植模式使得与 Bt 棉花同时期种植的玉米、大豆等作物为棉铃虫提供了天然的庇护所^[16]。这些天然庇护所可以为棉铃虫的敏感种群提供庇护,从而成功延缓了靶标害虫的抗性发展^[17]。这些证据均证明了“庇护所”策略的有效性,也证明了计算机模型模拟方法的可靠性。

3.2 基因累加策略

“高剂量/庇护所”策略有效地延缓了害虫的抗性进化,但其主要的问题是必须确保庇护所内有充足的敏感种群和对庇护植物的危害降到最低^[18-19]。为延缓害虫对转单一 Bt 基因作物产生抗性,人们提出了转双基因或转多基因策略,即基因累加策略。该策略有效实施的重要前提是害虫对转入的双基因或多基因 Bt 毒素之间不存在或存在较低的交互抗性^[20-21]。基于这一假设的理论模型模拟表明,基因累加作物比转单一 Bt 基因植物能更好地保护植物不受害虫危害、降低抗性进化的风险、显著延缓害虫抗性的发展^[1,9,22-23]。

2003 年 Zhao 等^[24]利用模拟模型研究转 2 种 Bt 毒素的西兰花防治小菜蛾的效果,经过对 Cry1Ac 和 Cry1C 产生抗性的小菜蛾进行 24 代筛选发现,与仅表达 1 种 Bt 毒素的植物相比,转 2 种毒素基因的西兰花显著延缓了小菜蛾抗性的产生。其他研究结果亦表明,转 Cry1A 和 CpTI 毒素的烟草、转 Cry1Ac 和 Vip3A 毒素的棉花均能有效延缓棉铃虫的抗性进化^[20,25]。这些均说明对于害虫的抗性治理,在不存在交互抗性的前提下,基因累加策略是一个非常有效的措施,表达 2 种或多种杀虫蛋白的转基因作物能够可持续种植。

3.3 抗性适合度对抗性治理策略的影响

害虫对 Bt 毒素的抗性进化受许多因素的影响,包括抗性位点基因初始频率、抗性遗传规律、害虫抗性治理措施和适合度代价等。在较高 Bt 毒素选择压下害虫抗性种群适合度高于敏感种群,而在不接触 Bt 毒素或 Bt 毒素选择压小时抗性种群适合度低于敏感种群^[26],这种抗性基因适合度的不利性即为适合度代价。早期一些利用遗传模型探索表达 2 种或多种毒素对昆虫抗性进化影响的研究,大多数没有将抗性位点基因的适合度代价考虑在内或仅仅认

为抗性适合度代价对害虫抗性进化影响甚微^[19,22]。Carrière 等^[12]在 2001 年探索了阻止或逆转害虫抗性进化的条件,发现除较低的初始抗性基因频率和庇护所内敏感种群外,一定比例的庇护所、较大的(60%)且为显性的抗性适合度代价更易于逆转或延缓害虫的抗性。2006 年 Gould^[27]模拟研究了不同适合度代价下害虫对基因累加植物的抗性适应性,在 Bt 累加作物对害虫表现出高毒的条件下,即使抗性适合度代价很低也会降低害虫的抗性进化;在作物对害虫表现低毒的条件下,较高的抗性适合度代价仍能延缓或抑制害虫对基因累加作物的抗性适应能力。因此,无论对于“高剂量/庇护所”策略还是基因累加策略,害虫抗性适合度代价对害虫抗性治理效果产生了重要的影响,在制定抗性治理策略时须将抗性适合度代价予以考虑。

4 计算机模型模拟的局限性

通过计算机模拟模型可以回答害虫即将出现的问题,检验预设的不同假设或根据模型模拟结果决定采取哪种害虫抗性治理策略,但计算机模型仍具有一定的局限性。许多模型分析需要建模者充分了解田间生态系统及靶标害虫的生物学特征,以及利用模型解决什么问题^[7]。当计算机模型具备一系列理论和生物学数据支撑,模型便具有了可信度。如果对目标昆虫某一方面的生物学特征研究不充分,前端数据采集和试验数据不完善,可能会导致基于这些数据的模型模拟结果不可靠,甚至会得出错误的结论。

2003 年 Vacher 等^[18]认为,大面积种植庇护植物的庇护所策略可能因造成短期经济损失而不被广大种植者接受,提出表达低剂量毒素的 Bt 棉花比高剂量策略能更好地延缓美洲棉铃虫的抗性发展。随后 Tabashnik 等^[28]认为,Vacher 之所以得出低剂量比高剂量策略更有效的结论,是因为他们关于幼虫取食 Bt 毒素后的死亡率和抗性显性度的假设是错误的。Tabashnik 等^[28]将通过生物测定得到的美洲棉铃虫幼虫死亡率而非 Vacher 等假设的幼虫死亡率数据载入遗传模型中,并根据生物测定结果确定了美洲棉铃虫的抗性显性度,结果表明高剂量 Bt 毒素比低剂量 Bt 毒素能长久地延缓害虫的抗性。因此,在建模时不同的模型假设、不完善的昆虫生物学或田间监测数据可能会得出不同的模型模拟结果。

5 讨论

国外利用计算机模拟模型研究害虫抗性进化和

抗虫治理策略的技术比较成熟,而国内此方面的研究较少,因此国内在计算机模型研究过程中,可能会参考或使用国外模型中的参数。

茹李军等^[29]2002 年模拟了我国华北地区棉铃虫对转 Bt 基因抗虫棉的抗性适应性。他们发现在华北地区典型的耕作制度下,如果棉田为 100% Bt 棉时,Bt 棉在我国的预期使用寿命仅有 7 a;如果 Bt 棉种植比例为 70% 时,则其使用寿命为 10 a。而我国自 1997 年商业化种植 Bt 棉花至今,棉铃虫自然种群抗性基因频率仍保持较低水平^[30-32],因此,茹李军等的模型并不能准确反映我国棉铃虫抗性进化的实际情况,研究结论也不可靠。这是由于我国华北棉区的多样化种植模式为棉铃虫提供了天然庇护所^[17],茹李军等的模型并未考虑这一重要因素。因此在进行计算机模型模拟时应考虑我国的实际作物种植情况,根据我国前人研究结果获得模型参数,进行建模和验证,不能完全照搬国外的模型参数。

全球转基因作物的种植面积与日俱增,大量种植 Bt 作物将会引起各种害虫尤其是鳞翅目害虫产生抗性,为延缓害虫对转单一 Bt 基因作物产生抗性,美国、澳大利亚、印度等国家已在不同年份引入了转 2 种或多种 Bt 基因作物,所有这些基因累加作物都对靶标害虫起到了较好的控制作用^[33-35]。虽然我国的棉铃虫还未对单一基因 Bt 棉产生抗性,但室内经过连续多代的筛选,发现棉铃虫具备对 Bt 棉产生抗性的能力^[36-38]。在目前的种植模式下(Bt 棉花比例几乎达 100%),随着时间的延续棉铃虫终将会产生抗性。我国还未商业化种植任何基因累加产品来防治棉铃虫,基因累加产品能否在我国商业化需要进行充分的评估,而利用计算机模型模拟转 2 种或多种 Bt 基因作物防治棉铃虫是较优的选择。

参考文献:

- [1] Tabashnik B E. Computer simulations as a tool for pesticide resistance management[M]//Committee on Strategies for the Management of Pesticide Resistant Pest Populations, National Research Council. Pesticide resistance: strategies and tactics for management. Washington DC: National Acad Press,1986:194-206.
- [2] Schnepf E, Crickmore N, Van Rie J, et al. *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 1998, 62 (3):775-806.
- [3] James C. Global status of commercialized biotech/GM Crops;2013,ISAAA Briefs No. 46:Preview[M]. Ithaca, NY:ISAAA,2013.

- [4] Carrière Y, Crowder D W, Tabashnik B E. Evolutionary ecology of insect adaptation to Bt crops[J]. Evolutionary Applications, 2010, 3(5/6): 561-573.
- [5] Storer N P, Peck S L, Gould F, et al. Spatial processes in the evolution of resistance in *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) to Bt transgenic corn and cotton in a mixed agroecosystem: A biology-rich stochastic simulation model[J]. Journal of Economic Entomology, 2003, 96(1): 156-172.
- [6] 句荣辉, 沈佐锐. 昆虫种群动态模拟模型[J]. 生态学报, 2005, 25(10): 2709-2716.
- [7] Onstad D W. Insect resistance management: Biology, economics, and prediction[M]. USA: Academic Press, 2007: 255-256.
- [8] Storer N P, Peck S L, Gould F, et al. Sensitivity analysis of a spatially-explicit stochastic simulation model of the evolution of resistance in *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) to Bt transgenic corn and cotton [J]. Journal of Economic Entomology, 2003, 96(1): 173-187.
- [9] Gould F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology[J]. Annual Reviews of Entomology, 1998, 43: 701-726.
- [10] Onstad D W, Gould F. Modeling the dynamics of adaptation to transgenic maize by European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae)[J]. Journal of Economic Entomology, 1998, 91: 585-593.
- [11] Peck S L, Gould F, Ellner S P. Spread of resistance in spatially extended regions of transgenic cotton: Implications for management of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 1999, 92: 1-16.
- [12] Carrière Y, Tabashnik B E. Reversing insect adaptation to transgenic insecticidal plants[J]. Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences, 2001, 268: 1475-1480.
- [13] Tabashnik B E. Delaying insect adaptation to transgenic plants: Seed mixtures and refugia reconsidered [J]. Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences, 1994, 255: 7-12.
- [14] Davis P M, Onstad D W. Seed mixtures as a resistance management strategy for European corn borers (Lepidoptera: Crambidae) infesting transgenic corn expressing Cry1Ab protein[J]. Journal of Economic Entomology, 2000, 93(3): 937-948.
- [15] Tabashnik B E. Delaying insect resistance to transgenic crops[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008, 105(49): 19029-19030.
- [16] Wu K M, Guo Y Y, Gao S S. Evaluation of the natural refuge function for *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) within *Bacillus thuringiensis* transgenic cotton growing areas in northern China [J]. Journal of Economic Entomology, 2002, 95: 832-837.
- [17] Wu K M, Lu Y H, Feng H Q, et al. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton [J]. Science, 2008, 321: 1676-1678.
- [18] Vacher C, Bourguet D, Rousset F, et al. Modelling the spatial configuration of refuges for a sustainable control of pests: A case study of Bt cotton[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2003, 16(3): 378-387.
- [19] Roush R T. Two-toxin strategies for management of insecticidal transgenic crops: Can pyramiding succeed where pesticide mixtures have not? [J]. Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences, 1998, 353: 1777-1786.
- [20] An J J, Gao Y L, Wu K M, et al. Vip3Aa tolerance response of *Helicoverpa armigera* populations from a Cry1Ac cotton planting region[J]. Journal of Economic Entomology, 2010, 103(6): 2169-2173.
- [21] Jutat-Fuentes J L, Gould F L, Adang M J. Dual resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac and Cry2Aa toxins in *Heliothis virescens* suggests multiple mechanisms of resistance[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(10): 5898-5906.
- [22] Gould F. Simulation models for predicting durability of insect-resistant germ plasm: A deterministic diploid, two-locus model[J]. Environmental Entomology, 1986, 15: 1-10.
- [23] Jackson R E, Bradley J R, van Duyn J W, et al. Comparative production of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) from transgenic cotton expressing either one or two *Bacillus thuringiensis* proteins with and without insecticide oversprays[J]. Journal of Economic Entomology, 2004, 97: 1719-1725.
- [24] Zhao J Z, Cao J, Li Y X, et al. Transgenic plants expressing two *Bacillus thuringiensis* toxins delay insect resistance evolution [J]. Nature Biotechnology, 2003, 21: 1493-1497.
- [25] Zhao J Z, Fan X L, Shi X P, et al. Gene pyramiding: An effective strategy of resistance management for *Helicoverpa armigera* and *Bacillus thuringiensis* [J]. Resistant Pest Management, 1997, 9(2): 19-21.
- [26] Gassmann A J, Carrière Y, Tabashnik B E. Fitness costs of insect resistance to *Bacillus thuringiensis* [J]. Annual Reviews of Entomology, 2009, 54: 147-163.
- [27] Gould F. Impact of small fitness costs on pest adaptation to crop varieties with multiple toxins: A heuristic model[J]. Journal of Economic Entomology, 2006, 99: 2091-2099.

(下转第 16 页)

通过对谷子产量性状遗传关系的研究,认为株高、穗长、单穗质量、千粒重和产量变异系数较大,产量与出谷率、单穗质量和穗粒质量等呈正相关。本研究结果与前人的结果一致,碳酸氢铵与缓释硫酸铵组合通过增加谷子的叶面积、穗长、穗粗、单穗质量来提高谷子产量。

通过研究不同氮肥组合和施肥方式对谷子产量的影响,可以找到能够促进谷子生长和提高谷子产量的最佳氮肥组合和施肥方式,这一点在本研究中已经得到验证。由于土壤、试验品种以及生态条件等因素都会影响试验结果,因此要进行多年多点的试验,同时考虑土壤肥水条件、施肥时期、谷子品种需肥特性等因素对试验的影响。

参考文献:

- [1] 刁现民. 中国谷子生产与产业发展方向[C]// 柴岩, 万富世. 中国小杂粮产业发展报告. 北京: 中国农业科学

技术出版社, 2007: 32-43.

- [2] 崔永伟. 中西部地区小杂粮的生产优势与存在问题及对策研究[J]. 中国农业科技导报, 2008, 10(3): 54-57.
- [3] 邹长明, 孙善军, 支婧婧, 等. 配方施肥和有机肥对玉米生长和产量的影响[J]. 安徽农学通报, 2008, 14(21): 108-109.
- [4] 李会霞, 王玉文, 田岗, 等. 谷子顶三叶形态研究[J]. 陕西农业科学, 2006(1): 9-11.
- [5] 袁立新. 谷子顶三叶生长形态对产量的影响[J]. 作物杂志, 1997(5): 34-35.
- [6] 栾素荣, 王占廷, 李青松. 谷子产量与主要农艺性状的灰色关联度分析[J]. 河北农业科学, 2010, 14(11): 115-116.
- [7] 郑向阳, 吴锦云. 谷子主要性状间相关关系分析[J]. 甘肃农业科技, 2005(2): 15-18.
- [8] 袁峰, 杨慧卿, 王军, 等. 谷子产量相关性状的主成分分析[J]. 河北农业科学, 2010, 14(11): 112-114.

(上接第 5 页)

- [28] Tabashnik B E, Gould F, Carrière Y. Delaying evolution of insect resistance to transgenic crops by decreasing dominance and heritability[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2004, 17(4): 904-912.
- [29] 茹李军, 赵建周, 芮昌辉. 华北地区棉铃虫对转 Bt 基因抗虫棉抗性适应性的模拟模型[J]. 昆虫学报, 2002, 45(2): 153-159.
- [30] Wu K M, Gao Y L, Lv N, et al. Resistance monitoring of *Helicoverpa armigera* to *Bacillus thuringiensis* insecticidal protein in China[J]. Journal of Economic Entomology, 2002, 95(4): 826-831.
- [31] Wu K M, Gao Y L, Head G. Resistance monitoring of *Helicoverpa armigera* to Bt insecticidal protein during 2001-2004 in China[J]. Journal of Economic Entomology, 2006, 99(3): 893-898.
- [32] Gao Y L, Wu K M, Gould F. Frequency of Bt resistance alleles in *Helicoverpa armigera* during 2006-2008 in northern China[J]. Environmental Entomology, 2009, 38(4): 1336-1342.
- [33] Tabashnik B E, Rensburg J V, Carrière Y. Field-evolved insect resistance to Bt crops: Definition, theo-

ry, and data[J]. Journal of Economic Entomology, 2009, 106: 2011-2025.

- [34] Jackson R E, Marcus M A, Gould F, et al. Cross-resistance responses of Cry1Ac-selected *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) to the *Bacillus thuringiensis* protein Vip3A resistance evolution[J]. Nature Biotechnology, 2007, 21: 1493-1497.
- [35] Ibargutxi M A, Muñoz D, de Escudero I R, et al. Interactions between Cry1Ac, Cry2Ab, and Cry1Fa *Bacillus thuringiensis* toxins in the cotton pests *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Earias insulana* (Boisduval)[J]. Biological Control, 2008, 47: 89-96.
- [36] 梁革梅, 谭维嘉, 郭予元. 棉铃虫对 Bt 的抗性筛选及交互抗性研究[J]. 中国农业科学, 2000, 33(4): 46-53.
- [37] Akhurst R J, James W, Bird L J, et al. Resistance to the Cry1Ac δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2003, 96(4): 1290-1299.
- [38] 梁革梅, 谭维嘉, 郭予元. 棉铃虫对转 Bt 基因棉的抗性筛选及遗传方式的研究[J]. 昆虫学报, 2000, 43(S1): 57-62.