

草地贪夜蛾抗药性现状及化学防治策略

李永平¹, 张 帅¹, 王晓军², 解晓平³,
梁 沛⁴, 张 雷⁴, 谷少华⁴, 高希武^{4*}

(1. 全国农业技术推广服务中心, 北京 100125; 2. 农业农村部农药检定所, 北京 100125;
3. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 4. 中国农业大学昆虫学系, 北京 100193)

摘要 本文就草地贪夜蛾抗药性研究的历史、现状以及如何进行化学防治进行了比较系统的分析。针对国内外草地贪夜蛾发生的现状,从抗药性程度及交互抗性、种群遗传、抗药性机制以及化学防治的关键技术等方面进行了讨论。提出了化学防治要尽量做到药剂品种、时间和空间的配合;掌握好药剂防治的两个窗口期,一是害虫本身敏感的窗口期即从孵化到3龄初,二是孵化后到钻蛀前;分阶段选择适宜药剂类型用于化学防治。除了考虑杀虫剂作用机制类别外,作用方式也要考虑。卵高峰期施用具有触杀活性的药剂配合具有杀卵活性的药剂添加具有渗透功能的助剂,孵化高峰期施用触杀药剂配合胃毒药剂,后期大龄幼虫可以考虑胃毒药剂为主的化学防治策略。

关键词 草地贪夜蛾; 杀虫剂; 抗药性; 化学防治

中图分类号: S 48 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019315

Current status of insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* and strategies for its chemical control

LI Yongping¹, ZHANG Shuai¹, WANG Xiaojun², XIE Xiaoping³,
LIANG Pei⁴, ZHANG Lei⁴, GU Shaohua⁴, GAO Xiwu⁴

(1. National Agro-Tech Extension Service Center, Beijing 100125, China; 2. Institute for the Control of Agrochemicals, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Beijing 100125, China;
3. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;
4. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract The history, current status of insecticide resistance in fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* and the strategies for its chemical control were systematically analyzed in this review. According to the occurrence status of the fall armyworm abroad, the resistance level, cross resistance, genetic basis and mechanisms of resistance, as well as the key techniques for its chemical control were discussed. For the chemical control of the pest, the insecticide varieties should coordinate with the application timing and location. There are two window phases for insecticide application, one is from the hatch to the early 3rd instar, when the larvae are more susceptible to insecticides, and the other is between hatch and before drilling into the plant. Suitable insecticides for different phases should be selected and applied. Except the mechanisms of action, the mode of action of insecticides should also be considered. Insecticides with contact toxicity and ovicidal activity should be used during the egg peak, and during the hatch peak, insecticides with contact toxicity and oral toxicity are recommended. For the elder larvae, application of insecticides with strong oral toxicity would control the pest insect more efficiently.

Key words *Spodoptera frugiperda*; insecticide; resistance; chemical control

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 纹夜蛾 *S. litura* (Fabricius)同属的害虫,具有杂食性
是与我们熟悉的甜菜夜蛾 *S. exigua* (Hübner)、斜 性和迁飞性等特点,对玉米、花生、大豆、麦类、水稻、

蔬菜等均有可能造成危害。美国、巴西在转 Bt 玉米种植前多以化学防治为主,其中,美国用化学药剂防治该虫的历史较长。南非、印度等国家也均是使用化学农药控制其危害。该虫的化学防治历史悠久,从过去使用有机磷类(例如甲基对硫磷)、氨基甲酸酯类(例如甲萘威)、拟除虫菊酯类到近些年的阿维菌素类、酰胺类、多杀霉素类等多种药剂均被用于草地贪夜蛾的防治。目前许多国家的田间种群对多数传统药剂产生了不同程度抗性,对近年研发的一些药剂也有抗性进化的趋势。甚至对转 Bt 玉米也产生了较高抗性。本文就草地贪夜蛾抗药性研究的历史、现状以及如何进行化学防治进行了比较系统的分析,不涉及转 Bt 基因作物的抗虫性丧失问题。

1 草地贪夜蛾化学防治用药历史

草地贪夜蛾于 1797 年首次记载,1856 年报道其为害棉花,1917 年报道了其防治方法。美国农业部在 1928 年、1929 年和 1979 年三次出版了控制草地贪夜蛾的技术手册(口头报告)。美国、巴西等在种植转 Bt 基因玉米前对草地贪夜蛾均是以为化学防治为主,由于化学防治在玉米产区时空上的连续性,导致草地贪夜蛾对使用过的药剂产生了抗性,甚至对没有大量使用过的药剂也产生了严重的交互抗性。McCord 等^[1]报道,1981 年从美国佐治亚州采集的草地贪夜蛾种群经过室内几代选育后对甲萘威产生了 90 倍的抗性,但是该种群对灭多威、对硫磷、二嗪农、氯氰菊酯、氯菊酯等没有表现出突出的交互抗性。2007 年,Yu 和 McCord^[2]从佛罗里达州北部玉米田采集到的两个种群,对甲萘威分别产生了 626 倍和 1 159 倍的抗性,对甲基对硫磷仅有 30 倍和 39 倍的抗性,对茚虫威并没有显示出交互抗性。同样是在佛罗里达州北部玉米田,Yu^[3]1991 年采集到的草地贪夜蛾种群显示出了多种抗药性机制,表现出广谱的抗药性,对有机磷产生了 12~217 倍的抗性,对氨基甲酸酯类农药产生了 14~192 倍抗性,对菊酯类药剂产生了 2~216 倍抗性。一般认为,玉米型草地贪夜蛾的抗药性比水稻型草地贪夜蛾的要高。Rios-Diez 和 Saldamando-Benjumea 发现,这两种类型对灭多威的抗性没有差异,而对高效氯氟氰菊酯的抗性,玉米型比水稻型要高^[4]。Zhu 等 2015 年从波多黎各采集到的草地贪夜蛾种群中得到了一

个对 Bt 杀虫蛋白 Cry1Fa 抗性达 7 717 倍品系,发现其对乙酰甲胺磷具有 19 倍的交互抗性^[5]。Okuma 等^[6]在 2012 年和 2013 年从经常使用多杀霉素的玉米田采集的草地贪夜蛾种群中,通过 F₂ 代选育的方法获得了对多杀霉素具有 890 倍抗性的品系。

在巴西,喷施杀虫药剂和种植转 Bt 玉米是控制玉米田草地贪夜蛾的主要手段。多杀霉素是巴西玉米田防治草地贪夜蛾的首选药剂,在巴西一个生长季要施用 3 次。目前,巴西的草地贪夜蛾对高效氯氟氰菊酯、毒死蜱、虱螨脲和多杀霉素等均产生了抗性,甚至对转 Cry1F 和 Cry1Ab 的玉米也产生了抗性。在巴西草地贪夜蛾田间种群中对毒死蜱抗药性个体频率超过了 40%、对高效氯氟氰菊酯抗性频率已经超过了 50%、对多杀霉素抗性频率超过了 40%、对虱螨脲抗性频率达到了 70%。引入 Bt 玉米后,抗药性水平有所下降,但是对多杀霉素抗性个体频率仍在 20%左右,对虱螨脲抗性个体频率也在 40%以上。

2 草地贪夜蛾抗药性现状及其机制

草地贪夜蛾化学防治历史比较长,因此多样性的抗药性机制也随之进化(表 1)。McCord 和 Yu^[1]在草地贪夜蛾对甲萘威抗性研究中发现,抗性品系中肠匀浆液对甲萘威的代谢能力比敏感品系高 5 倍,通过增效醚(PBO)处理可使抗性从 90 倍降低到 6 倍。幼虫表皮穿透性试验表明,用¹⁴C 同位素标记的甲萘威点滴处理 24 h 后仍有 55%的甲萘威残留在抗性品系幼虫表皮,而敏感品系幼虫表皮仅有 3%的残留。对甲萘威的抗性似乎和靶标敏感性无关,也说明了对甲萘威的高水平抗性主要是由于 P450 羟基化和环氧化等氧化代谢导致的,同时穿透性降低也起着一定作用。P450 活性增加和药剂对体壁的穿透性降低这两类机制都属于广谱性交互抗性的机制,但是这个品系对其他氨基甲酸酯类如灭多威并没有交互抗性,对有机磷类和拟除虫菊酯类药剂也没有交互抗性。Yu 等^[7]的研究结果显示,对甲萘威和甲基对硫磷有抗性的草地贪夜蛾田间种群以及实验室抗性品系的多功能氧化酶(MFO)、谷胱甘肽 S-转移酶(GSTs)、酯酶(ESTs)等各种解毒代谢酶活性明显高于敏感品系。氨基甲酸酯类和有机磷类杀虫剂的分子靶标乙酰胆碱酯酶(AChE)对甲萘威的敏感度也显著降低,同时对没有大量使用过

的药剂如残杀威、呋喃丹、噁虫威、硫双威、甲基对氧磷、对氧磷和 DDVP 等的敏感度也降低。其 AChE 对氨基甲酸酯类和有机磷酸酯类药剂的敏感度比敏感品系低 2~85 倍,对甲萘威的敏感度最低。田间种群乙酰胆碱酯酶对底物的米氏常数(K_m)值仅为敏感品系的 56%。这些都表明草地贪夜蛾田间种群的抗性是由多种机制造成的。Yu 和 McCord^[2]对田间种群的研究表明,草地贪夜蛾对甲基对硫磷和甲萘威抗性种群对茚虫威没有交互抗性,尽管其抗药性机制与 MFO、GSTs 和 ESTs 活性增加有关。

Carvalho 等^[8]对毒死蜱和高效氯氟氰菊酯抗性草地贪夜蛾品系的研究表明,AChE 的 A201S、G227A 和 F290V 点突变导致了其对毒死蜱的抗性;钠离子通道的 T929I、L932F 和 L1014F 点突变导致了其对高效氯氟氰菊酯的抗性;P450、GSTs 和 ESTs 表达增加均有可能参与了其对毒死蜱和高效氯氟氰菊酯的抗性^[9]。上述抗药性机制表明,该抗性种群极有可能对有机磷类和拟除虫菊酯类的其他杀虫剂产生交

互抗性。关于草地贪夜蛾对酰胺类药剂的抗性研究发现,鱼尼丁受体 I4790M 点突变是导致抗性的原因之一^[10]。草地贪夜蛾对转 Bt 基因玉米的抗性也可能导致对传统药剂产生交互抗性。如 Zhu 等^[5]发现,一个对 Cry1F 具有 7 717 倍抗性的种群对乙酰甲胺磷产生了 19 倍的交互抗性,且抗性种群的碱性磷酸酯酶、氨肽酶、胰蛋白酶、糜蛋白酶、P450 和 GSTs 等的活性均有所增加,其中解毒酶活性的增加或许是导致其对乙酰甲胺磷产生交互抗性的原因。据报道取食不同寄主植物以及杀虫药剂处理,会诱导不同类型的 P450 表达,有些 P450 的过表达可能会同时代谢植物次生物和杀虫药剂^[9]。因此,草地贪夜蛾的杂食性也有可能是促进抗药性形成的原因之一。

在最新完成的草地贪夜蛾基因组中发现,P450 和 GST 这两类解毒代谢酶基因家族发生了严重扩张,这可能是其寄主范围广和容易产生抗药性的基础^[11]。

表 1 已报道的草地贪夜蛾抗药性机制				
Table 1 Mechanisms of insecticide resistance reported in <i>Spodoptera frugiperda</i>				
药剂名称 Insecticide	种群或品系 Population or strain	抗性机制 Mechanism of resistance	交互抗性 Cross resistance	参考文献 Reference
甲基对硫磷 parathion-methyl	田间种群	MFO、GSTs 和 ESTs 活性增加	与茚虫威无交互抗性	[2]
甲萘威 carbaryl	田间种群	MFO、GSTs 和 ESTs 活性增加	与茚虫威无交互抗性	[2]
氯虫苯甲酰胺 chlorantraniliprole	田间种群, 实验室品系	鱼尼丁受体突变(I4790M)	对溴氰虫酰胺、氟苯虫酰胺有明显交互抗性	[10]
甲萘威 carbaryl	实验室品系	MFO 活性增加,其次穿透性降低	与其他氨基甲酸酯、有机磷和菊酯类药剂无交互抗性	[1]
甲萘威,甲基对硫磷 carbaryl, parathion-methyl	实验室品系, 田间种群	MFO、GSTs、ESTs 等解毒酶活性增加; AChE 敏感度降低	AChE 对甲萘威、残杀威、呋喃丹、噁虫威、硫双威、甲基对氧磷、对氧磷、DDVP 敏感度降低	[7]
毒死蜱 chlorpyrifos	实验室品系	AChE 点突变(A201S、G227A 和 F290V); P450、GSTs 和 ESTs 活性增加		[8]
高效氯氟氰菊酯 lambda-cyhalothrin	实验室品系	钠通道点突变(T929I, L932F 和 L1014F); P450、GSTs 和 ESTs 活性增加		[8]
乙酰甲胺磷 acephate	田间种群	碱性磷酸酯酶、氨肽酶、胰蛋白酶、糜蛋白酶、P450、GSTs 等活性均有所增加	田间种群对 Cry1F 具有 7 717 的抗性,对乙酰甲胺磷产生了 19 倍的交互抗性	[5]

3 抗药性遗传

了解害虫抗药性遗传学特征是进行害虫抗药性治理的基础,但是这方面能够参考的数据并不多,表 2 列出了草地贪夜蛾对一些杀虫剂抗性的遗传特征。Rios-Diez 和 Saldamando-Benjumea 在 2011 年报道了草地贪夜蛾对灭多威和高效氯氟氰菊酯的抗性为常染色体不完全隐性遗传^[4]。实际上早在 10 年前,Diez-Rodriguez 和 Omoto 就报道了草地贪夜

蛾对高效氯氟氰菊酯的抗性为常染色体不完全隐性遗传,同时证明该抗性为单一主效基因控制^[12]。而对虱螨脲的抗性为常染色体不完全隐性遗传,且由多基因控制^[13]。Okuma 等^[6]2018 年对多杀霉素的抗性研究表明,草地贪夜蛾对该药剂的抗性为常染色体不完全隐性遗传,多基因控制。同时,抗性品系伴随着明显的适合度降低,这对抗性治理是非常有意义的。Bolzan 等^[14]2019 年报道了巴西草地贪夜蛾对氯虫苯甲酰胺的抗性为常染色体不完全隐性遗

传,单基因控制(表 2)。在巴西,田间种群对氯虫苯甲酰胺的抗性等位基因频率已经超过了 10%,并且对溴氰虫酰胺、氟苯虫酰胺有明显的交互抗性。Okuma 等^[6]对巴西玉米田采集的草地贪夜蛾利用 F₂ 筛选的方法连续三代获得了 1 个对多杀霉素 890

倍的抗性品系。正反交试验表明该虫对多杀霉素抗性为常染色体不完全隐性遗传。正反交的 F₁ 代和母本回交结果显示出可能是多基因遗传,但是抗性品系具有明显的适合度代价,成虫存活率比敏感品系低 41%,繁殖率低 49%。

表 2 草地贪夜蛾抗药性遗传特征

杀虫剂 Insecticide	抗性遗传方式 Genetics of resistance	适合度代价 Fitness cost	参考文献 Reference
氯虫苯甲酰胺 chlorantraniliprole	常染色体不完全隐性,单基因	—	[14]
虱螨脲 lufenuron	常染色体不完全隐性,多基因	—	[13]
多杀霉素 spinosad	常染色体不完全隐性,多基因	适合度降低	[6]
高效氯氟氰菊酯 lambda-cyhalothrin	常染色体不完全隐性,单主效基因		[4,12]
灭多威 methomyl	常染色体不完全隐性		[4]

Rios-Diez 和 Saldamando-Benjumea^[4]对草地贪夜蛾玉米型和水稻型进行研究发现,水稻型对灭多威和高效氯氟氰菊酯的抗性发展更快。选育过程中发现灭多威的毒力回归曲线斜率明显低于高效氯氟氰菊酯的毒力回归曲线的斜率,说明草地贪夜蛾对灭多威的反应在遗传学上异质性更大。两型在现实遗传力上也表现出不同,无论是对灭

多威还是高效氯氟氰菊酯,水稻型草地贪夜蛾现实遗传力更大。产生 10 倍抗性需要的选育代数也明显不同,对灭多威产生 10 倍抗性,玉米型需要 33 代,而水稻型仅需要 15 代;对高效氯氟氰菊酯产生 10 倍抗性,玉米型需要 19 代,而水稻型仅需要 7 代(表 3)。说明水稻型草地贪夜蛾抗药性风险更高。

表 3 草地贪夜蛾玉米型和水稻型对灭多威和高效氯氟氰菊酯抗药性遗传特性比较^[4]

药剂名称 Insecticide	亚型 Strain	现实遗传力 Realized heritability	产生 10 倍抗性所需代数 Generations needed to develop 10-fold resistance	抗性倍数 Resistance ratio
灭多威 methomyl	水稻型	0.14	15.4	6.5
	玉米型	0.04	33.3	4.0
高效氯氟氰菊酯 lambda-cyhalothrin	水稻型	0.42	7.1	130.6
	玉米型	0.23	18.8	83.7

综上所述,草地贪夜蛾对杀虫药剂抗性均为常染色体不完全隐性遗传,抗性形成的速度比显性遗传要慢一些,但是抗性一旦形成,抗性种群衰退速度也比较慢。单基因控制的抗药性容易形成,特别是显性基因控制。但是抗性形成后在选择压力缺失的情况下,抗药性也容易衰退。因此,了解抗药性的遗传特性对于抗药性治理尤为重要。

4 化学防治技术与抗药性治理展望

Belay 等^[15]测定了氯虫苯甲酰胺、氟苯虫酰胺、多杀霉素、乙基多杀菌素、茚虫威、氯氟氰菊酯、甲氧虫酰肼、乙酰甲胺磷、硫双威、二氯苯醚菊酯对草地贪夜蛾田间种群的室内活性。多杀霉素、乙基多杀

菌素、乙酰甲胺磷和硫双威的致死速度相对较快,在 16 h 活性最高。在 96 h,除了甲氧虫酰肼和联苯菊酯处理外,草地贪夜蛾死亡率均在 80%以上。茚虫威、氟苯虫酰胺和氯氟氰菊酯致死速度稍慢一些,要 96 h 以上。这个试验还显示出在推荐用药量和两倍的推荐用药量下,这些药剂对 3 龄幼虫致死率没有显著差异。

马里兰大学的 Galen Dively 教授演讲报告显示,在 2018 年对非洲草地贪夜蛾防治时,把药剂分为高风险和低风险茎叶喷雾药剂两类。第一类以传统药剂为主,认为风险较高,包括灭多威、毒死蜱、高效氰戊菊酯、氯菊酯、高效氟氯氰菊酯、精高效氯氟氰菊酯、联苯菊酯、zeta-氯氰菊酯、zeta-氯氰菊酯

和联苯菊酯混剂、高效氯氟氰菊酯、高效氯氟氰菊酯和氯虫苯甲酰胺混剂、氟氯氰菊酯、茚虫威。第二类是近些年研发的一些对环境、天敌等非靶标生物相对较安全的药剂(或者称为环境相容性药剂),包括氯虫苯甲酰胺、氯虫苯甲酰胺和阿维菌素混剂、溴氰虫酰胺、氟苯虫酰胺、多杀霉素、乙基多杀菌素、虱螨脲、甲氧虫酰肼、氟酰脲、氟虫脲、印楝素、苏云金杆菌(Bt)等。对于草地贪夜蛾幼虫持效期长的剂型也会提高防治效果,例如具有缓释作用的颗粒剂^[16]。

联合国粮农组织(FAO)2018 年针对非洲草地贪夜蛾防治用药的说明中,强调了传统化学农药使

用的安全性问题,包括非靶标生物、生态环境以及施药人员的安全。这些传统药剂包括灭多威、甲萘威、丙硫克百威、丁硫克百威、甲基对硫磷、乙酰甲胺磷、毒死蜱、二嗪农、氟氯氰菊酯、硫丹等。同时也提出了鼓励使用的微生物农药名单,包括球孢白僵菌、苏云金杆菌、杆状病毒等(表 4)。

Busato 等^[17]对比了玉米型和水稻型草地贪夜蛾幼虫对毒死蜱、高效氯氟氰菊酯、虱螨脲、甲氧虫酰肼和多杀霉素的敏感度,发现玉米型幼虫对高效氯氟氰菊酯、虱螨脲和甲氧虫酰肼敏感度比水稻型的更低。毒死蜱和多杀霉素防治水稻型和玉米型草地贪夜蛾均有效,两者没有明显差异。

表 4 FAO 鼓励用于防治草地贪夜蛾的生物农药名单

有效成分 Active ingredient	作物 Crop	登记国家 Nation
球孢白僵菌 <i>Beauveria bassiana</i> strain R444	大麦、玉米、甜玉米、高粱、番茄、小麦	南非(2017 年批准应急使用)
苏云金杆菌 <i>Bacillus thuringiensis</i> subspecies <i>kurstaki</i> strain SA-11	玉米、甜玉米、高粱、小麦	南非(2017 年批准应急使用)
杆状病毒 <i>Baculovirus</i>	不专一	巴西
杆状病毒 SFMNPV- <i>Baculovirus Spodoptera frugiperda</i>	谷类、棉花、甜玉米、高粱、草坪	巴西、美国

在草地贪夜蛾的治理中化学防治起到了非常重要的作用,即使种植转 Bt 玉米,仍然需要化学防治的补充。Burtet 等^[17]报道在 2015 年/2016 年早期种植的 Bt 玉米和非 Bt 玉米,需要用药 3 次;不用杀虫剂 Bt 玉米田被害率为 37%~45%,非 Bt 玉米田大于 52%。

导致化学防治失败的重要原因是害虫抗药性的产生,因此抗药性的治理在化学防治中显得尤为重要。针对草地贪夜蛾的生物学特性以及国外对该虫化学防治的实践,我国对草地贪夜蛾的化学防治应注重以下几点。

1)要采取全国一盘棋的防治策略,也就是说不同的省份尽量不要选择同一种类型的药剂防治,尽量做到药剂品种、施用时间和空间的配合;2)许多鳞翅目害虫幼虫 3 龄前的防御能力较弱,对药剂的敏感度相对较高;3)掌握好药剂施用的两个窗口期,一是害虫本身敏感的窗口期即孵化到 3 龄初,二是孵化后到钻蛀前;4)分阶段选择适宜药剂类型用于化学防治。除了考虑杀虫剂作用机制类型(表 5)外,作用方式也要考虑。卵高峰期施用具有触杀活性的药剂配合具有杀卵活性的药剂,孵化高峰期施用触杀剂配合胃毒药剂,后期大龄幼虫可以考虑以胃毒药剂为主的化学防治策略。

表 5 常用药剂对草地贪夜蛾幼虫(玉米型)毒力比较¹⁾

Table 5 Toxicity of insecticides used for <i>Spodoptera frugiperda</i> larvae (corn strain) control			
药剂名称 Insecticide	致死中浓度/ $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ LC ₅₀	分子靶标 ^[20] Molecular target	
氯虫苯甲酰胺 chlorantraniliprole	0.068	28	
溴氰虫酰胺 cyantraniliprole	0.118	28	
氟苯虫酰胺 flubendiamide	0.930	58	
茚虫威 indoxacarb	0.392	22A	
高效氯氟氰菊酯 <i>lambda</i> -cyhalothrin	5.270	3A	
甲氧虫酰肼 methoxyfenozide	0.875	18	
氟酰脲 novaluron	0.166	15	
乙基多杀菌素 spinetoram	0.066	5	
多杀霉素 spinosad	0.557	5	

1) 3 龄幼虫(30~45 mg/头)培养基混药法,检查 96 h 死亡率(Hardke 等^[19])。
3rd instar larvae (30–45 mg/individual) were tested using drug-admixed food, and the mortalities were recorded 96 h after treatment (Hardke, et al^[19]).

参考文献

[1] MCCORD E, YU S J. The mechanisms of carbaryl resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 1987, 27: 114–122.
[2] YU S J, MCCORDE E. Lack of cross-resistance to indoxacarb in insecticide-resistant *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera;

- Noctuidae) and *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae)[J]. Pest Management Science, 2007, 63(1): 63–67.
- [3] YU S J. Insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith)[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 1991, 39(1): 84–91.
- [4] RIOS-DIEZ J D, SALDAMANDO-BENJUMEA C I. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains from central Colombia to two insecticides, methomyl and *lambda*-cyhalothrin: a study of the genetic basis of resistance [J]. Journal of Economic Entomology, 2011, 104(5): 1698–1705.
- [5] ZHU Yucheng, BLANCO C A, PORTILLA M, et al. Evidence of multiple/cross resistance to Bt and organophosphate insecticides in Puerto Rico population of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2015, 122: 15–21.
- [6] OKUMA D M, BERNARDI D, HORIKOSHI R J, et al. Inheritance and fitness costs of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to spinosad in Brazil [J]. Pest Management Science, 2018, 74: 1441–1448.
- [7] YU S J, NGUYEN S N, ABO-ELGHAR G E. Biochemical characteristics of insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2003, 77(1): 1–11.
- [8] CARVALHO R A, OMOTO C, FIELD L M, et al. Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(4): e62268.
- [9] GIRAUDO M, HILLIOU F, FRICAUX T, et al. Cytochrome P450s from the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*): responses to plant allelochemicals and pesticides [J]. Insect Molecular Biology, 2015, 24(1): 115–128.
- [10] BOAVENTURA D, BOLZAN A, PADOVEZ F E O, et al. Detection of a ryanodine receptor target-site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. Pest Management Science, 2019. <https://doi.org/10.1002/ps.5505>.
- [11] LIU Huan, LAN Tianming, FANG Dongming, et al. Chromosome level draft genomes of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest in China [J/OL]. bioRxiv, 2019. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/671560>.
- [12] DIEZ-RODRIGUEZ G I, OMOTO C. Inheritance of *lambda*-cyhalothrin resistance in *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Neotropical Entomology, 2001, 30(2): 311–316.
- [13] BEZERRA DO NASCIMENTO A R, FARIAS J R, BERNARDI D, et al. Genetic basis of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to the chitin synthesis inhibitor lufenuron [J]. Pest Management Science, 2016, 72(4): 810–815.
- [14] BOLZAN A, PADOVEZ F E, NASCIMENTO A R, et al. Selection and characterization of the inheritance of resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to chlorantraniliprole and cross-resistance to other diamide insecticides [J/OL]. Pest Management Science, 2019. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ps.5376>.
- [15] BELAY D K, HUCKABA R M, FOSTER J E. Susceptibility of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), at Santa Isabel, Puerto Rico, to different insecticides [J]. Florida Entomologist, 2012, 95(2): 476–478.
- [16] TAMEZ-GUERRA P, TAMAYO-MEJIA F, GOMEZ-FLORES R, et al. Increased efficacy and extended shelf life of spinosad formulated in phagostimulant granules against *Spodoptera frugiperda* [J]. Pest Management Science, 2018, 74(1): 100–110.
- [17] BUSATO G R, GRÜTZMACHER A D, GARCIA, M S, et al. Susceptibility of caterpillars of the biotypes corn and rice of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) to insecticides with different action manners[J]. Ciência Rural, 2006, 36(1): 15–20.
- [18] BURTET L M, BERNARDI O, MELO A A, et al. Managing fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), with Bt maize and insecticides in southern Brazil[J]. Pest Management Science, 2017, 73(12): 2569–2577.
- [19] HARDKE J T, TEMPLE J H, LEONARD B R, et al. Laboratory toxicity and field efficacy of selected insecticides against fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Florida Entomologist, 2011, 94: 272–278.
- [20] Insecticide Resistance Action Committee. IRAC mode of action classification scheme[EB/OL] Version 8. 4, 2018. <http://www.irac-online.org>.

(责任编辑:杨明丽)