

特 别 关 注

Special Focus

草地贪夜蛾及其功能基因组学的研究进展

常亚军^{1,2}, 廖永林³, 蒋兴川⁴, 王桂荣¹, 杨 斌^{1*}

(1. 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;

2. 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002; 3. 广东省农业科学院植物保护研究所,

广东省植物保护新技术重点实验室, 广州 510640; 4. 安徽农业大学植物保护学院, 合肥 230036)

摘要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是一种原产于美洲热带和亚热带地区的重要入侵害虫, 已经入侵了全球 100 多个国家, 2019 年 1 月在我国云南省被发现后迅速蔓延至其他地区, 并对农业生产造成了重大危害。本文对草地贪夜蛾的形态与生物学特性、害虫防控方法、功能基因组学研究、特别是害虫的化学感受相关基因家族进行了综述, 为开发并优化草地贪夜蛾的预警和绿色防控技术提供参考。

关键词 草地贪夜蛾; 害虫防治; 化学感受基因; 性信息素

中图分类号: S 435.132 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019380

Advances in research on *Spodoptera frugiperda* and its functional genomicsCHANG Yajun^{1,2}, LIAO Yonglin³, JIANG Xingchuan⁴, WANG Guirong¹, YANG Bin¹

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,

Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. College of Plant Protection,

Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 3. Institute of Plant Protection, Guangdong

Academy of Agricultural Sciences, Guangdong Key Laboratory of New Plant Protection Technology,

Guangzhou 510640, China; 4. College of Plant Protection, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

Abstract The fall armyworm *Spodoptera frugiperda* is an important invasive pest which native to tropical and sub-tropical areas in America. It has invaded more than 100 countries around the world. It was recorded in Yunnan province in January 2019, and quickly spread to other areas in China, causing significant damages to agricultural crops. In this paper, morphological and biological characteristics, pest management methods, functional genomics researches especially studies on the chemoreceptor related gene families in *S. frugiperda* were reviewed to provide reference for developing and optimizing pest alarming system and new environment-friendly pest management technology for *S. frugiperda*.

Key words *Spodoptera frugiperda*; pest control; chemoreceptor genes; sex pheromone

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 又名秋黏虫, 隶属于鳞翅目 Lepidoptera、夜蛾科 Noctuidae, 是一种来源于美洲热带和亚热带地区的重大迁飞性害虫^[1-3]。草地贪夜蛾食性杂, 繁殖及迁飞能力强, 适生区域广, 因此监测预警和害虫防控极为重要^[4-6]。2016 年, 草地贪夜蛾首次在非洲地区被发现, 并在两年时间内迅速席卷撒哈拉以南的 44 个国家^[7-9]。根据国际农业与生物科学中心在 12 个非洲玉米生产国进行的调查表明, 草地贪夜蛾每年造成

的玉米产量损失高达 830 万~2 060 万 t, 约合 25 亿~62 亿美元。此外, 仍有超过 130 亿美元的作物处于危险之中, 给非洲的农业生产造成了巨大破坏^[10-11]。2017 年, 欧洲食品安全局将草地贪夜蛾列为检疫性有害生物^[12]。联合国粮农组织(FAO)也发出全球预警, 将其列入世界十大植物害虫“黑名单”^[13]。2018 年 7 月, 草地贪夜蛾登陆亚洲的印度^[14], 而后在孟加拉国、缅甸、泰国、老挝和越南等地相继发生^[15-16]。2019 年 1 月 11 日, 我国云南省

收稿日期: 2019-07-24 修订日期: 2019-08-01

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(31701859)

* 通信作者 E-mail: byang@ippcaas.cn

普洱市江城首次发现草地贪夜蛾入侵,而后其迅速向广西、广东、贵州、湖南等邻近省份扩散。春末夏初,春玉米从南至北进入生长期,加之风场变化、天气条件适宜,草地贪夜蛾继续向北蔓延,扩散到长江中下游、黄淮、华东、东北和西北等地^[17]。2019年5月10日,草地贪夜蛾已扩散到全国13个省(区)61个市(州)261个县(市、区),初步统计发生面积7.2万hm²。而截至2019年7月5日,草地贪夜蛾已扩散至全国20个省(自治区)1128个县(市、区),累计发生面积约55.4万hm²^[18],害虫扩散速度明显加快,对我国的农业生产造成了巨大的经济损失。

1 草地贪夜蛾的形态特征与生物学特性

1.1 草地贪夜蛾的形态特征

卵:草地贪夜蛾产的卵呈块状,每个卵块约有卵100~200粒,卵粒扁平球状(0.45 mm×0.35 mm),呈单层或多层堆积,并覆盖有鳞片。卵期4~6 d,卵最初浅绿或白色,随着时间的变化逐渐变成棕褐色^[19-21]。

幼虫:幼虫期14~20 d,分为6个龄期,主要通过取食寄主植物叶片为害,高龄期幼虫甚至能够切断幼苗的茎基^[7]。幼虫刚孵化时,体长1~2.5 mm,体白头黑,主要取食叶肉而留下叶表皮。随着龄期增加其食量逐渐变大,体色逐渐从白色转为绿色再到褐色,6龄幼虫体长可达35~45 mm。草地贪夜蛾幼虫大多都有白色的蜕皮线,并伴有黑色斑块和亮橙色或黄色纵条纹,在头部形成一个“V”形,与背中部的白色条纹一起形成一个“Y”形。老熟幼虫在地下2~8 cm处筑巢化蛹^[21-22]。

蛹:蛹体被茧包裹,初期颜色较浅,随日龄增加颜色逐渐加深,羽化前变为深红棕色,长约14~18 mm,宽约4.5 mm,腹部末端有两根基部分开的臀棘,长约0.5 mm。夏季气温高,蛹期一般为8~9 d,而气温较低的冬季,蛹期可达20~30 d^[23]。

成虫:成虫期约为7~21 d,翅展为32~40 mm。雄蛾前翅通常为灰色和棕色,在顶端和靠近翅中心处有三角形的白色斑点;后翅为银白色,有一个狭窄的黑色边缘。雌性前翅无明显标记,为统一的灰褐色、灰色或棕色的细微斑点,后翅与雄蛾相似。成虫在温暖潮湿的夜晚最活跃,28℃时30 d就能完成一个世代。一头雌蛾最多时能产2 000余粒卵,通常会在羽化后4~5 d内产出大部分卵,但也有些雌蛾产卵期长达3周^[21,24]。

1.2 草地贪夜蛾的生物学特性

草地贪夜蛾一年可发生1~4代,世代重叠,在条件适宜的中、南美洲等地区可终年繁殖^[25]。该虫属于杂食性害虫,能够为害玉米、水稻、大豆、花生、棉花、苜蓿、番茄、亚麻、甘蔗、马铃薯以及高粱等76科350多种植物^[26-27]。根据寄主植物不同分为两种品系:第一种为玉米型,该品系主要取食玉米、棉花和高粱等作物;第二种为水稻型,该品系主要为害水稻和多种牧草等^[28-32]。虽然两个品系之间形态相似,但两个品系之间的杂交后代存活率低,存在生殖隔离现象^[33],且在不同寄主植物上的特性不同^[34]。由于遗传标记数量及种类有限,它们的基因组分化程度还不清楚^[35-36]。

草地贪夜蛾新孵化的幼虫呈环状运动,活动范围有限,从4龄幼虫开始可以将叶片咬破成洞,并向四周啃食;6龄幼虫危害最大^[25]。与许多鳞翅目幼虫一样,当食物缺乏和幼虫拥挤时,草地贪夜蛾的幼虫也会自相残杀^[37-39]。草地贪夜蛾成虫具有较强的迁飞能力,外号“行军虫”,一晚可以飞行100 km,最远可以迁飞到480 km以外的区域产卵^[24-25,40]。更有报道称,在条件适宜的情况下,该害虫可在30 h内从美国的密西西比州迁飞到加拿大南部,距离长达1 600 km。

2 草地贪夜蛾的防控方法

2.1 农药防治

目前,对草地贪夜蛾的主要应急防治手段是使用化学农药,其优点是操作方便、效果明显、成本低廉。主要使用的杀虫剂类型为合成杀虫剂丁硫克百威、氟氯氰菊酯和氯虫苯甲酰胺等^[41-43]。然而,杀虫剂的种类繁多、效果不一,很大程度上杀虫剂的选择还是取决于农民的购买能力,通常越便宜的产品越容易受到青睐^[44]。中国农业科学院植物保护研究所从21种常用化学农药中,筛选出了一批高效、低毒的化学农药用于我国草地贪夜蛾的应急防治。此外,苏云金芽胞杆菌 *Bacillus thuringiensis* (Bt)产生的毒素也对草地贪夜蛾具有毒杀效果,转基因Bt抗虫玉米也已被证实能够有效控制草地贪夜蛾的种群发展和为害程度^[45]。此外,部分植物提取物对草地贪夜蛾也具有较好的防治效果^[46],例如楝树 *Melia azedarach* L.、桉树 *Eucalyptus robusta* Smith和十字架树 *Crescentia alata* H. B. K.等植物提取物对草地贪夜蛾都有毒杀效果^[47-48]。然而,部分地区

由于不合理地使用杀虫剂,导致草地贪夜蛾对杀虫剂产生了抗性^[25],同时也造成了环境污染^[49]。因此,在合理、规范使用被认证的农药产品的基础上,开发和使用其他无公害防治方法成为新的研究目标。

2.2 生物防治

生物防治(biological control)害虫可以分为以鸟治虫、以虫治虫和以菌治虫三大类,为草地贪夜蛾的防治工作提供了一种更加经济、安全、有效的方式。利用以虫治虫的生物防治方法,已经有多种天敌昆虫被证实对草地贪夜蛾具有良好的防控效果。一些寄生性昆虫如:岛甲腹茧蜂 *Chelonus insularis* Cresson^[50-51]可以寄生草地贪夜蛾的卵和幼虫,且自然条件下寄生率达 6.63%~21.96%;短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum*^[52]和夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* (Nixon)^[53]可以寄生草地贪夜蛾的卵,但夜蛾黑卵蜂比赤眼蜂更具选择性;温寄蝇 *Winthemia trinitatis* (Thompson)^[43,54]、黄带齿唇姬蜂 *Campoletis flavicincta* (Ashmead)^[43]可以寄生草地贪夜蛾的幼虫,其中,温寄蝇对草地贪夜蛾幼虫寄生率达 30%,黄带齿唇姬蜂则高达 50%^[43,55]。还有一些捕食性昆虫如:斑腹刺益蝽 *Podisus maculiventris* (Say)、斑足大眼长蝽 *Geocoris punctipes* (Say)和狡诈花蝽 *Orius insidiosus* (Say)等蝽类,以及大斑长足瓢虫 *Coleomegilla maculata* (De Geer)和血红环瓢虫 *Cycloneda sanguinea* (L.)等捕食性瓢虫^[42]也可以取食草地贪夜蛾的幼虫。此外,利用病毒、细菌、线虫等病原微生物的以菌治虫方法对草地贪夜蛾防控也取得了较好的效果,如多核多角体病毒 *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus (SfMNPV)和球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 等^[26,56]。将球孢白僵菌 *B. bassiana*、莱氏绿僵菌 *Metarhizium rileyi* 和病原线虫等病原微生物与杀虫剂混合使用时,可以显著提高对草地贪夜蛾的防控效果^[25,57-58]。

2.3 新型绿色防控技术

通过改变种植策略、加强田间管理等措施来减少草地贪夜蛾的侵害,包括种植抗性玉米品种、作物与害虫驱避植物间种、适当调整播种期等^[59-60]。根据草地贪夜蛾的趋光和趋化等特性,可以利用性诱剂、灯诱和糖醋液等多种方法对草地贪夜蛾进行害虫综合防控^[61-62]。

利用性信息素诱剂进行害虫防控是一种新型、绿色无公害的方法,不但可以有效地减少害虫成虫

的虫口密度,还可以作为监测预警的一种手段。其主要应用的成分为害虫的性信息素组分,这种性信息素组分通常由雌性成虫分泌,用来吸引雄性成虫飞来交配,诱集的距离可长达几千米^[63-64]。草地贪夜蛾的性信息素组分很早就有研究,20 世纪 60 年代, Sekul 和 Sparks 从雌蛾腺体提取物中初步分离出性信息素的一个组分 Z9-14:Ac^[65],但后来的试验表明,这种化合物在野外几乎引诱不到雄蛾^[66]。1976 年, Sekul 和 Sparks 又分离得到了第二个组分 Z9-12:Ac^[67],该组分单独使用或与 Z9-14:Ac 混合后制成的诱芯野外诱捕效果良好^[68-69],但诱集效果受到剂量的影响,且效果只能持续 1~2 周^[70]。为了完善草地贪夜蛾的性信息素系统研究,1986 年, Tumlinson 等^[71]做了进一步研究,发现雌蛾释放的挥发性成分与从雌蛾腹部腺体中提取的成分不同。他们对草地贪夜蛾雌蛾腹部腺体中产生的化合物进行了重新鉴定,发现了 11-12:Ac、12:Ac、Z7-12:Ac、Z9-14:Ald、Z9-14:Ac、Z11-16:Ac 和 Z11-16:Ald 7 种组分;而雌蛾释放的挥发性成分却只有 11-12:Ac、12:Ac、Z7-12:Ac、Z9-14:Ac 和 Z11-16:Ac 5 种成分,其中 Z7-12:Ac 和 Z9-14:Ac 两种组分对雄蛾的引诱最为重要,其他 3 种组分推测也可能在引诱中发挥作用,但仍需做进一步验证^[71]。同时,科学家们研究发现不同地区草地贪夜蛾的性信息素组分及比例存在差异。欧洲地区西班牙采集到的草地贪夜蛾雌蛾性腺提取物仅检测到 Z9-14:Ac、Z9-12:Ac 和 Z11-16:Ac 3 种组分,所占比例为 70%、20%和 10%^[70];采集自北美地区的草地贪夜蛾雌蛾性腺提取物中,含量最高的组分是 Z9-14:Ac、Z9-14:Ald 和 Z11-16:Ac,所占比例分别为 63%、13%和 9%^[71]。而 2000 年 Andradea 等对拉丁美洲哥斯达黎加地区的 4 种引诱剂组分(Z7-12:Ac、Z9-12:Ac、Z9-14:Ac 和 Z11-16:Ac)进行了重新研究,结果表明:Z7-12:Ac 和 Z9-12:Ac 单独使用时对草地贪夜蛾具有很强的引诱作用;而将 Z7-12:Ac 和 Z9-14:Ac 二者组合后,则显著增加了对哥斯达黎加地区草地贪夜蛾的吸引力,其引诱效果至少是在北美地区或英国地区的 10 倍;将 Z7-12:Ac、Z9-14:Ac 和 Z11-16:Ac 三者组合时,诱捕率略有提高,但是将 Z7-12:Ac 浓度增加到 5% 时,诱捕率则显著降低,而且 Z7-12:Ac 成分以前也从未在加勒比地区的草地贪夜蛾中报道过^[72]。此外,玉米型和水稻型草地贪夜蛾的性信息素组分及含量也存在显著差异,水稻型 Z11-16:Ac

的相对含量明显低于玉米型,而 Z7-12:Ac 的相对含量却高于玉米型^[73-74]。由于不同地区草地贪夜蛾的性信息素组分及比例存在差异,因此针对草地贪夜蛾开发的性信息素引诱剂的成分和比例也较为复杂。通过野外诱集试验,已证实至少 Z7-12:Ac、Z9-12:Ac、Z9-14:Ac 和 Z11-16:Ac 4 种成分对草地贪夜蛾的雄虫具有诱集效果^[73]。

3 草地贪夜蛾的功能基因组学研究

3.1 草地贪夜蛾的全基因组测序

随着高通量测序技术的快速发展,通过使用基因组测序技术大量鉴定害虫的功能基因家族,筛选可以应用于害虫防控的靶标基因,为草地贪夜蛾等农业害虫的防治提供了新的思路。Kakumani 等利用第二代测序技术对草地贪夜蛾卵巢分离细胞系(Sf21)进行了基因组测序,这是关于草地贪夜蛾的第一个基因组数据,根据测序结果组装共获得 37 243 个 scaffolds, N_{50} 为 53.7 kb,基因组总大小为 358 Mb,其中 305 Mb 的基因组序列比对到了 28 条家蚕的染色体上^[75]。预测并获得了 11 595 个基因,通过基因注释以及同源性分析,证实草地贪夜蛾这些基因与家蚕具有较高的同源性以及类似的表达模式。2017 年,同样针对草地贪夜蛾卵巢分离细胞系(Sf21),科学家们分别对草地贪夜蛾的玉米型和水稻型进行了重新测序,获得了约 396 Mb 的基因组。此外,该研究分析并比较了两个品系的基因组差异,发现了一些基因家族在两个品系间存在差异扩增,可能与适应不同寄主植物的进化相关^[76]。同年,Nandakumar 等也对草地贪夜蛾的另一个细胞系(Sf9)进行了基因组测序,该研究共获得 451 Mb 的基因组数据,组装结果及测序质量优于前两者^[77]。但上述基因组测序均基于对细胞系的测序,并未使用昆虫完整的个体。2019 年,草地贪夜蛾入侵中国,对中国的农业生态造成了严重的威胁,因此,通过基因组测序鉴定并获得中国入侵种的基因特征至关重要。2019 年,Liu 等对入侵中国的草地贪夜蛾个体进行了全基因组测序,并将测序结果组装到了染色体水平,供试个体分别采自中国云南省和广东省。该研究获得草地贪夜蛾的基因组大小约为 536 Mb、 N_{50} 达到了 14 Mb 以上,并将 80% 以上的基因组数据组装到了 31 条染色体上。结果表明,入侵中国的草地贪夜蛾包含玉米型和水稻型两个品系,最有可能来源于非洲^[78]。此外,发现草地贪夜蛾的 P450 基因

家族和谷胱甘肽硫基转移酶家族出现大量扩张,P450 基因家族通常和解毒相关,谷胱甘肽 S-转移酶家族通常与抗药性相关,这两个基因家族的扩张也一定程度上解释了为什么草地贪夜蛾具有较强的抗药性,该研究对我国制定有效的治理策略具有极其重要的意义。

3.2 化学感受基因家族

化学感受基因是昆虫性信息素以及寄主植物气味识别的重要基因家族,与昆虫的交配、产卵以及取食行为密切相关。通过对草地贪夜蛾的全基因组序列分析,可以鉴定大多数甚至全部的昆虫化学感受基因家族。基于对玉米型和水稻型草地贪夜蛾的基因组数据分析,在玉米型草地贪夜蛾中共鉴定得到了 69 个嗅觉受体基因(olfactory receptor, OR)、42 个离子型受体基因(ionotropic receptor, IR)、231 个味觉受体基因(gustatory receptor, GR)、50 个气味结合蛋白基因(odorant-binding protein, OBP),以及 22 个化学感受蛋白基因(chemosensory protein, CSP);在水稻型草地贪夜蛾中共鉴定得到了 69 个嗅觉受体基因、43 个离子型受体基因、230 个味觉受体基因、51 个气味结合蛋白基因,以及 22 个化学感受蛋白基因。二者之间嗅觉受体基因的个数无差异,但离子型受体基因、味觉受体基因和气味结合蛋白基因分别存在 1 个基因的差异,总体差异不显著。与家蚕 *Bombyx mori*、烟草天蛾 *Manduca sexta*、黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus*、红带袖蝶 *Heliconius melpomene* 等其他单食性鳞翅目昆虫相比,草地贪夜蛾的味觉受体基因数量显著扩增(玉米型 231 个、水稻型 230 个),略高于棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的味觉受体基因的数量(197 个)^[79],但远高于家蚕等其他物种的数量(约 45~74 个)^[76],大多数扩张的味觉受体基因为苦味受体,与草地贪夜蛾杂食的生物学特性有关,也是草地贪夜蛾可以严重为害作物的基因组学证据,值得进行深入的研究。

4 总结与展望

综上所述,草地贪夜蛾现在已经扩散了大半个中国,并有向全国蔓延的趋势,中国农业农村部等相关部门高度重视,中国农业科学院等相关科研机构也迅速做出反应,加快研究步伐,并成立了以吴孔明院士为首的专业研究团队进行防控指导。由于草地贪夜蛾是首次入侵我国,所以目前以监测防控作为主要手段,并积极推进国际间和地区间的联防联控,

及时共享信息,及时预警。一方面,通过雷达^[80]、黑光灯和高空测报灯等对其进行监测,及时发出侵害预警。另一方面,我们也应该加大宣传力度,提高农民的防范意识,争取最大限度地降低草地贪夜蛾对农作物的为害,减少经济损失。此外,在加大化学防治和生物防治的同时,也应继续加大草地贪夜蛾化学感受基因等方面的研究,明确草地贪夜蛾的性信息素感受机制以及寄主植物识别机制,从而优化并开发草地贪夜蛾的性诱剂、食诱剂,为草地贪夜蛾的防治提供新的思路。

参考文献

- POGUE M G. A world revision of the genus *Spodoptera* Gueneée (Lepidoptera: Noctuidae)[M]. Philadelphia: American Entomological Society, 2002.
- MARTINELLI S, BARATA R M, ZUCCHI M I, et al. Molecular variability of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) populations associated to maize and cotton crops in Brazil [J]. Journal of Economic Entomology, 2006, 99(2): 519 - 526.
- BARROS E M, TORRES J B, RUBERSON J R, et al. Development of *Spodoptera frugiperda* on different hosts and damage to reproductive structures in cotton[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2010, 137(3): 237 - 245.
- SPARKS A N. A review of the biology of the fall armyworm [J]. The Florida Entomologist, 1979, 62(2): 82 - 87.
- ASHLEY T R, WADDILL V H, MITCHELL E R, et al. Impact of native parasites on the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), in South Florida and release of the exotic parasite, *Eiphasoma vitticole* (Hymenoptera: Ichneumonidae)[J]. Environmental Entomology, 1982, 11(4): 833 - 837.
- EARLY R, GONZALEZ-MORENO P, MURPHY S T, et al. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm [J]. NeoBiota, 2018, 40: 25 - 50.
- GOERGEN G, KUMAR P L, SANKUNG S B, et al. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa [J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11(10): e0165632.
- CHAPMAN D, PURSE B V, ROY H E, et al. Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species [J]. Global Ecology and Biogeography, 2017, 26(8): 907 - 917.
- NAKWEYA G. Global actions needed to combat fall armyworm [EB/OL]. (2018 - 09 - 28)[2019 - 07 - 24]. <https://www.scidev.net/subsaharan-africa/farming/news/global-action-combat-fall-army-worm.html>.
- STOKSTOD E. New crop pest takes Africa at lightning speed [J]. Science, 2017, 356(6337): 473 - 474.
- EARLY R, GONZÁLEZ-MORENO P, MURPHY S T, et al. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm [J/OL]. NeoBiota, 2018, 40: 25 - 50.
- JEGER M, BRAGARD C, CAFIER D, et al. Pest categorization of *Spodoptera frugiperda*[J/OL]. EFSA Journal, 2017, 15(7): e04927. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.4927>.
- FAO. Fall armyworm likely to spread from India to other parts of Asia with South East Asia and South China most at risk [R]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018.
- SHARANABASAPPA D, KALLESHWARASWAMY C M, ASOKAN R, et al. First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest on maize in India [J]. Pest Management in Horticultural Ecosystems, 2018, 24(1): 23 - 29.
- GOERGEN G. Fall armyworm has reached the Indian subcontinent! [J]. Crop Protection, 2018, 114: 228 - 230.
- CABI. Invasive species compendium [EB/OL]. (2019 - 01 - 29)[2019 - 03 - 16]. <https://www.cabi.org/isc/data-sheet/29810#251812C7-20E5-473A-BE75-3A51F1-C43E8D>.
- 全国农业技术推广服务中心. 重大害虫草地贪夜蛾已侵入云南, 各地要立即开展调查监测[R]. 植物病虫情报, 2019 年第 7 期, 2019 - 01 - 18.
- 央视网. 全国 20 个省区市 1128 个县发现草地贪夜蛾[EB/OL]. (2019 - 07 - 08)[2019 - 07 - 24]. <http://sannong.cctv.com/2019/07/08/ARTIElFvtrkkcSVZQuHjtOCO190708.shtml>.
- PETERSON A. Egg types among moths of the Noctuidae (Lepidoptera)[J]. The Florida Entomologist, 1964, 47(2): 71 - 91.
- VALVERDE L. The microstructure of the *Spodoptera eridania* egg (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Acta Zoologica Lilloana, 2007, 51(1): 53 - 56.
- CAPINERA J L. Southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Stoll) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)[R/OL]. <http://edis.ifas.ufl.edu/pdf/IN/IN26300.pdf>.
- PASSOA S. Colour identification of economically important *Spodoptera* larvae in Honduras (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Insecta Mundi, 1991, 5(3/4): 185 - 195.
- CAPINERA J L. Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)[M]. Gainesville: University of Florida, 2017.
- JOHNSON S J. Migration and the life history strategy of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in the Western Hemisphere [J]. International Journal of Tropical Insect Science, 1987, 8(4/5/6): 543 - 549.
- ABRAHAMS P, BATEMAN M, BEALE T, et al. Fall armyworm: impacts and implications for Africa: evidence note (2) [R]. Wallingford, UK: CAB International, 2017.
- CASMUZ A, JUREZ M L, SOCAS M G, et al. Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Revista de la Sociedad

- Entomológica Argentina, 2010, 69(3/4): 209 – 231.
- [27] MONTEZANO D G, SPECHTA, SOSA-GÓMEZ D R, et al. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. African Entomology, 2018, 26(2): 286 – 301.
- [28] PASHLEY D P. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): a sibling species complex? [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1986, 79(6): 898 – 904.
- [29] PASHLEY D P, MARTIN J A. Reproductive incompatibility between host strains of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America, 1987, 80(6): 731 – 733.
- [30] FUNK D J. Of “host forms” and host races; terminological issues in ecological speciation [J]. International Journal of Ecology, 2012, 2012: 506957.
- [31] JUAREZ M L, SCHOF L G, VERA M T, et al. Population structure of *Spodoptera frugiperda* maize and rice host forms in South America: are they host strains? [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2014, 152(3): 182 – 199.
- [32] DUMAS P, LEGEI F, LEMAITRE C, et al. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) host-plant variants: two host strains or two distinct species? [J]. Genetica, 2015, 143 (3): 305 – 316.
- [33] WHITFORD F, QUISENBERRY S S, RILEY T J, et al. Oviposition preference, mating compatibility, and development of two fall armyworm strain [J]. Florida Entomologist, 1988, 71(3): 234 – 243.
- [34] PASHLEY D P. Quantitative genetics, development, and physiological adaptation in host strains of fall armyworm [J]. Evolution, 1988, 42(5): 1121 – 1121.
- [35] LU Yangjiang, ADANG M J. Distinguishing fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) strains using a diagnostic mitochondrial DNA marker [J]. Florida Entomologist, 1996, 79(1): 48 – 55.
- [36] ARIAS M C, ARNOUX E, BELL J J, et al. Permanent genetic resources added to molecular ecology resources database 1 December 2011 – 31 January 2012 [J]. Molecular Ecology Resources, 2012, 12(3): 570 – 572.
- [37] PIERCE N E. Predatory and parasitic Lepidoptera: carnivores living on plants [J]. Journal of the Lepidopterists' Society, 1995, 49(4): 412 – 453.
- [38] CHAPMAN J W, WILLIAMS T, ESCRIBANO A, et al. Age-related cannibalism and horizontal transmission of a nuclear polyhedrosis virus in larval *Spodoptera frugiperda* [J]. Ecological Entomology, 1999, 24(3): 268 – 275.
- [39] CHAPMAN J W, WILLIAMS T, MARTINEZ A M, et al. Does cannibalism in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) reduce the risk of predation? [J]. Behavioral Ecology & Sociobiology, 2000, 48(4): 321 – 327.
- [40] 郭井菲, 赵建周, 何康来, 等. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国[J]. 植物保护, 2018, 44(6): 5 – 14.
- [41] COOK D R, GORE B R L. Field and laboratory performance of novel insecticides against armyworms (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. The Florida Entomologist, 2004, 87(4): 433 – 439.
- [42] PRASANNA B M, HUESING JE, EDDY R, et al. Fall armyworm in Africa: a guide for integrated pest management [M]. 1st ed. México: International Maize and Wheat Improvement Center, 2018.
- [43] MWANGI D K. Fall armyworm technical brief-maize crop in Kenya [R]. Nairobi: Ministry of Agriculture, Livestock and Fisheries, 2018.
- [44] DAL POGETO M H F A, PRADO E P, GIMENES M J, et al. Corn yield with reduction of insecticidal spray against fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Science Alert, 2012, 11: 17 – 21.
- [45] WAQUIL J M, DOURADO P M, CARVALHO R A D, et al. Manejo de lepidópteros-praga na cultura do milho com o evento Bt piramidado Cry1A. 105 e Cry2Ab2 [J]. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 2013, 48: 1529 – 1537.
- [46] AYIL-GUTIRREZ B A, SNCHEZ-TEYER L F, VAZQUEZ-FLOTA F, et al. Biological effects of natural products against *Spodoptera* spp. [J]. Crop Protection, 2018, 114: 195 – 207.
- [47] SCAPINELLO J, DE OLIVEIRA J V, CHIARADIA L A, et al. Insecticidal and growth inhibiting action of the supercritical extracts of *Melia azedarach* on *Spodoptera frugiperda* [J]. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental, 2014, 18(8): 866 – 872.
- [48] CRUZ G Z, WANDERLEY-TEIXEIRA V, OLIVEIRA J V, et al. Sublethal effects of essential oils from *Eucalyptus staigeriana* (Myrtales: Myrtaceae), *Ocimum gratissimum* (Lamiales: Lamiaceae), and *Foeniculum vulgare* (Apiales: Apiaceae) on the biology of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2016, 109(2): 660 – 666.
- [49] TINOCO-OJANGUREN R, HALPERIN D. Poverty, production and health: inhibition of erythrocyte cholinesterase through occupational exposure to organophosphate insecticides in Chiapas, Mexico [J]. Archives of Environmental Health, 1998, 53(1): 29 – 35.
- [50] MEAGHER R L, NUESSELY G S, NAGOSHI R N, et al. Parasitoids attacking fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in sweet corn habitats [J]. Biological Control, 2016, 95: 66 – 72.
- [51] SHYLES A N, JALALI S K, GUPTA A, et al. Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies [J]. Journal of Biological Control, 2018, 32(3): 145 – 151.
- [52] BUTLER J G D, LOPEZ J D. *Trichogramma pretiosum*: development in two hosts in relation to constant and fluctuating temperatures [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1980, 73(6): 671 – 673.
- [53] FREITAS B R C O D, RODRIGUES C T, FREITAS B A D, et al. Parasitism capacity of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) on *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) eggs [J]. Brazilian Archives of Biol-

- ogy and Technology, 2010, 53(1): 133–139.
- [54] MOLINA-CHOA J, CARPENTER J E, HEINRICHS E A, et al. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean Basin: an inventory [J]. Florida Entomologist, 2003, 86(3): 254–289.
- [55] NETO F C M, ZANUNCIO J C, CRUZ I, et al. Progeny production and parasitism by *Campoletis flavicincta* (Hym.: Ichneumonidae) as affected by female ageing [J]. Biological Agriculture & Horticulture, 2005, 22(4): 369–378.
- [56] BEHLE R W, POPHAM H J. Laboratory and field evaluations of the efficacy of a fast-killing baculovirus isolate from *Spodoptera frugiperda* [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2012, 109(2): 194–200.
- [57] RODRIGUEZ M G, HERNANDEZ-OCHANDIA D, GOMEZ L. Nematodos entomopatógenos: Elementos del desarrollo histórico y retos para su consolidación como biorreguladores en la agricultura en Cuba [J]. Revista de Protección Vegetal, 2012, 27(3): 137–146.
- [58] GRIJALBA E P, ESPINEL C, CUARTAS P E, et al. *Metarhizium rileyi* biopesticide to control *Spodoptera frugiperda*: stability and insecticidal activity under glasshouse conditions [J]. Fungal Biology, 2018, 122(11): 1069–1076.
- [59] FAO. Integrated management of the fall armyworm on maize [R]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2017.
- [60] COOK S M, KHAN Z R, PICKETT J A. The use of push-pull strategies in integrated pest management [J]. Annual Review of Entomology, 2007, 52(1): 375–400.
- [61] GUERRERO A, MALO E A, COLL J, et al. Semiochemical and natural product-based approaches to control *Spodoptera* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of Pest Science, 2014, 87(2): 231–247.
- [62] POISOT A S, HRUSKA A, FREDRIX M, et al. Integrated management of the fall armyworm on maize: a guide for farmer field schools in Africa [R]. Rome: Food and Agriculture Organization, 2018.
- [63] CARDE' R T, BAKER T C. Sexual communication with pheromones [M]//Chemical ecology of insects. New York: Chapman & Hall, 1984: 355–383.
- [64] CRUZ I, FIGUEIREDO M L C, SILVA R B, et al. Using sex pheromone traps in the decision-making process for pesticide application against fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* [Smith] [Lepidoptera: Noctuidae]) larvae in maize [J]. International Journal of Pest Management, 2012, 58(1): 83–90.
- [65] SEKUL A A, SPARKS A N. Sex pheromone of the fall armyworm moth: isolation, identification, and synthesis [J]. Journal of Economic Entomology, 1967, 60(5): 1270–1272.
- [66] SPARKS A N. Pheromones: potential for use in monitoring and managing populations of the fall armyworm [J]. The Florida Entomologist, 1980, 63(4): 406–410.
- [67] SEKUL A A, SPARKS A N. Sex attractant of the fall armyworm moth [M]. United States Department of Agriculture: Technical Bulletin, 1976, 1542: 1–6.
- [68] MITCHELL E R. Monitoring adult populations of the fall armyworm [*Spodoptera frugiperda*] [J]. Florida Entomologist, 1979, 62(2): 91–98.
- [69] JONES R L, SPARKS A N. (Z)-9-Tetradecen-1-ol acetate: A secondary sex pheromone of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J]. Journal of Chemical Ecology, 1979, 5(5): 721–725.
- [70] MITCHELL E R, SUGIE H, TUMLTNISON J H. Rubber septa as a dispenser for the fall armyworm sex attractant [J]. Journal of Environmental Science and Health, 1983, 18(3): 463–470.
- [71] TUMLINSON J H, MITCHELL E R, TEAL P E A, et al. Sex pheromone of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) [J]. Journal of Chemical Ecology, 1986, 12(9): 1909–1926.
- [72] ANDRADEA R, RODRIGUEZB C, OEHLISCHLAGERA A C. Optimization of a pheromone lure for *Spodoptera frugiperda* (Smith) in Central America [J]. Journal of Brazilian Chemical Society, 2000, 11(6): 609–613.
- [73] GROOT A T, MARR M, SCHOFEL G, et al. Host strain specific sex pheromone variation in *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. Frontiers in Zoology, 2008, 5(1): 5–20.
- [74] LIMA E R, MCNEIL J N. Female sex pheromones in the host races and hybrids of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Chemoecology, 2009, 19(1): 29–36.
- [75] KAKUMANI P K, MALHOTRA P, MUKHERJEE S K. A draft genome assembly of the army worm, *Spodoptera frugiperda* [J]. Genomics, 2014, 104(2): 134–143.
- [76] GOUIN A, BRETAUDEAU A, NAM K, et al. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host-plant ranges [J/OL]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 11816.
- [77] NANDAKUMAR S, MA Hailun, KHAN A S. Whole-genome sequence of the *Spodoptera frugiperda* Sf9 insect cell line [J/OL]. Genome Announcements, 2017, 5(34): e00829–17.
- [78] 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]. bioRxiv, 2019, doi: <http://dx.doi.org/10.1101/671560>.
- [79] XU Wei, PAPANICOLAOU A, ZHANG Huijie, et al. Expansion of a bitter taste receptor family in a polyphagous insect herbivore [J/OL]. Scientific Reports, 2016, 6: 23666.
- [80] WESTBROOK J K. Noctuid migration in Texas within the nocturnal aerocological boundary layer [J]. Integrative and Comparative Biology, 2008, 48(1): 99–106.