中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析

张 磊[1#]， 柳 贝[2#]， 姜玉英[3]， 刘 杰[3]， 吴孔明[2]， 萧玉涛[1*]

（1. 中国农业科学院深圳农业基因组研究所，深圳 518120；2. 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；3. 全国农业技术推广服务中心，北京 100125）

摘要 原产于美洲的草地贪夜蛾已入侵我国，对我国粮食生产安全构成重大威胁。在美洲，该虫的寄主类型、迁飞行为以及抗药性等方面因群体分化而存在较大差异。本研究利用2个分子标记对中国13省（市、自治区）131个县市的318份样品进行群体遗传特征比较，基于线粒体*CO*Ⅰ基因分析结果显示96%以上为水稻型，玉米型比例不到4%，且中国样品*CO*Ⅰ序列特征与美国佛罗里达州种群有很高的一致性，而基于核基因组*Tpi*基因分析结果表明所有样品单倍型特点均表现为玉米型。分析认为，入侵我国的草地贪夜蛾群体很可能来自一个水稻型母本和玉米型父本杂交群体的后代，在长期的演化扩散过程中，玉米型的核基因组占据了主导地位，从而成为一种特殊的玉米型。厘清入侵中国的草地贪夜蛾具体的遗传特征属性，对于风险评估、精准监测和科学防控具有重要指导意义。

关键词 草地贪夜蛾； 群体演化； 水稻型； 玉米型； 杂交

中图分类号： S 435.132 **文献标识码**： A **DOI**： 10.16688/j.zwbh.2019296

Molecular characterization analysis of fall armyworm populations in China

ZHANG Lei[1], LIU Bei[2], JIANG Yuying[3], LIU Jie[3], WU Kongming[2], XIAO Yutao[1]

(1. *Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen* 518120, *China*; 2. *State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing* 100193, *China*; 3. *National Agro-Tech Extension and Service Center, Beijing* 100125, *China*)

Abstract The fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), native to America, has invaded China and posed a major threat to food production security. Several characteristics of fall armyworm such as host range, migration capability, resistance to pesticides and genetically modified crops are varied depending on regional population differentiation. In this study, the genetic characteristics of 318 populations sampled from 131 counties and cities of 13 provinces (autonomous regions and municipalities) of China were analyzed using two molecular markers. The results of mitochondrial *CO* Ⅰ-gene analysis showed that more than 96% of the samples were rice-strain and less than 4% were corn-strain. Moreover, there is a strong consistency in *CO* Ⅰ-sequence between the Chinese samples and those from Florida, USA. The results of nuclear genomic *Tpi* gene analysis revealed that the haplotype characteristics of all samples were corn-strain. It is speculated that the population of fall armyworm invaded China may come from the offspring of a hybrid population of rice-strain female and corn-strain male. In the long-term evolution and spreading process, the nuclear genome of corn-strain became dominant, thus formed a special corn-strain. Determination of genetic characteristics of fall armyworm invaded China could have important guiding significance for risk assessment, precise monitoring and scientific prevention and control of this pest.

Key words *Spodoptera frugiperda*; population evolution; rice-strain; corn-strain; interstrain

联合国粮农组织全球预警的重大害虫草地贪夜蛾自2019年1月入侵中国以来，5个月时间内已扩散至18个省（市、自治区），大有席卷全国之势，给我国农业生产造成重大影响，国家粮食安全和生态安

收稿日期： 2019－06－15 **修订日期**： 2019－06－16
基金项目： 转基因生物新品种培育重大专项（2016ZX08012－004）；大鹏新区产业发展专项资金（KY20180216）
致 谢： 感谢全国农业技术推广服务中心以及各地植保站技术人员提供样品及相关资料。
* 通信作者 E-mail：xiaoyutao@caas.cn
# 为并列第一作者

全受到严重威胁。

目前,草地贪夜蛾在我国主要为害玉米和甘蔗[1],对其他作物的潜在危害造成的损失尚未确定。考虑到草地贪夜蛾在美洲的为害特征,其寄主植物多达 80 余种,对玉米、水稻、高粱、大豆、小麦、棉花、牧草等均造成较大的经济损失[2-3],其危害的潜在风险巨大。草地贪夜蛾还存在寄主种类嗜好性差异,主要由于存在两种不同的亚型,通常称为水稻型和玉米型[4-5],除此之外,迁飞行为[6-7]、农药抗性[8-9]以及对转基因作物的抗性[10-11]也与不同地理群体相关。目前我国发生草地贪夜蛾的省份都是水稻种植区,水稻是否会受到为害引起高度关注。因此,对入侵我国的草地贪夜蛾进行群体遗传特征鉴定显得极为迫切。

分子标记是鉴定草地贪夜蛾不同亚型的主要手段,其中来源于线粒体的细胞色素 C 氧化酶亚基Ⅰ基因(cytochrome c oxidase subunit Ⅰ,*CO*Ⅰ)以及位于 Z 染色体上的磷酸甘油醛异构酶基因(triose-phosphate isomerase,*Tpi*),是当前最常用也是最成熟的标记基因[12-21]。不同亚型之间的杂交行为在实验室以及田间均证实存在[22-23],由于线粒体具有母系遗传的特征,基于线粒体 *CO*Ⅰ基因的亚型鉴定具有一定的不确定性,而基于核基因组 Z 染色体的 *Tpi* 基因则表现出相对的稳定性[24-25]。然而,关于草地贪夜蛾复杂的群体遗传动态分析,这两个标记依然是当前最合适的选择。

本研究采集我国 13 个省(市、自治区)131 个县(市、区)的 318 份草地贪夜蛾样品,利用 *CO*Ⅰ和 *Tpi* 两个基因片段进行分子检测,鉴定具体生物型,并分析种群遗传特征。

1　材料与方法

1.1　试验材料

本次研究的样品一共有 318 份,包含田间采集的幼虫和性诱的成虫。采集地点包括云南、广西、广东、四川、贵州、海南、湖南、福建、浙江、江西、上海、重庆、湖北 13 个省(市、自治区)131 个县(市、区),样品采集时间为 2019 年 3 月 11 日至 6 月 11 日,寄主植物主要为玉米,少数样品取于苏丹草或水稻。幼虫样品收到后用 75%乙醇浸泡 30 min,随后常温运送至实验室,成虫样品保持干燥,常温运送至实验室。各县市具体样品信息见表 1。

1.2　PCR 扩增及测序

成虫或幼虫单头虫体用液氮研磨成粉后,采用 Multisource Genomic DNA Miniprep Kit 试剂盒进行 DNA 提取,DNA 经过 1%琼脂糖电泳检测,使用 NanoDrop ND-2000 仪器测定浓度。根据已发表引物和 PCR 扩增方法[26],分别对 *CO*Ⅰ基因和 *Tpi* 基因片段进行扩增,使用 1%琼脂糖电泳检测扩增结果,PCR 产物送生工生物工程(上海)股份有限公司测序。

1.3　数据分析

利用 BioEdit 软件查看测序序列峰图,去除两端低质量序列,区分杂合位点,获得准确的基因片段序列。从 GenBank 数据库下载全球各代表性地区草地贪夜蛾 *CO*Ⅰ基因核酸序列。所有序列采用 MEGA 5.0 软件进行比对,删除两端不对齐序列,选取 Kimura-2 参数模型,以邻接法(neighbor joining,NJ)构建系统进化树,系统树各分支的自举检验值(bootstrap)由 1 000 次重复检验获得。针对玉米型和水稻型 *Tpi* 基因序列单倍型差异特点[25],运用 DNAMAN 软件进行特异位点比对分析。

2　结果与分析

通过对 *CO*Ⅰ基因序列进行比对分析,从 318 份样品中鉴定出水稻型和玉米型两种基因型,其中水稻型 306 份,占 96.2%,玉米型不到 4%(表 1)。可见以 *CO*Ⅰ基因作为分子标记,水稻型在群体数量上占绝对主导。

表 1　基于 *CO*Ⅰ基因片段鉴定中国各地草地贪夜蛾样品的分型结果

Table 1　Strain identification of fall armyworm in China based on *CO*Ⅰ gene fragments

样品编号 Sample no.	采集地点 Collection sites	采集时间/年-月-日 Collection time	虫态 Stages	寄主植物或来源 Host or source	水稻型数量/头 Rice-strain	玉米型数量/头 Corn-strain
1	福建宁德市	2019-05-14	成虫	性诱	1	0
2	广东潮州市	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
3	广东东莞市	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
4	广东东莞市莞城区	2019-05-14	幼虫	玉米	2	0
5	广东佛山市	2019-05-18	幼虫	玉米	2	0

续表 1 Table 1(Continued)

样品编号 Sample no.	采集地点 Collection sites	采集时间/年-月-日 Collection time	虫态 Stages	寄主植物或来源 Host or source	水稻型数量/头 Rice-strain	玉米型数量/头 Corn-strain
6	广东广州市	2019-05-08	成虫	性诱	2	0
7	广东广州市白云区	2019-05-22	幼虫	玉米	1	0
8	广东广州市花都区	2019-04-29	幼虫	玉米	3	0
9	广东广州市南沙区	2019-06-11	成虫	性诱	1	0
	广东广州市南沙区	2019-05-11	成虫	性诱	1	0
10	广东广州市增城区	2019-04-23	幼虫	玉米	6	0
11	广东河源市	2019-05-06	幼虫	玉米	2	0
12	广东河源市和平县	2019-05-07	幼虫	玉米	2	0
13	广东河源市紫金县	2019-05-06	幼虫	玉米	2	0
14	广东惠州市	2019-05-08	幼虫	玉米	2	0
15	广东惠州市惠城区	2019-05-11	幼虫	玉米	1	0
16	广东惠州市惠东县	2019-06-07	幼虫	玉米	2	0
17	广东惠州市惠州区	2019-05-14	成虫	性诱	2	0
18	广东惠州市龙门县	2019-04-26	成虫、幼虫	性诱、玉米	2	0
19	广东江门市恩平市	2019-04-29	幼虫	玉米	6	0
20	广东江门市鹤山市	2019-05-07	幼虫	玉米	2	0
21	广东江门市江海区	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
22	广东江门市开平市	2019-05-04	幼虫	玉米	2	0
23	广东江门市台山市	2019-05-05	幼虫	玉米	3	0
24	广东江门市新会区	2019-05-07	幼虫	玉米	2	0
25	广东揭阳市揭东区	2019-05-17	成虫	性诱	3	0
26	广东揭阳市揭西县	2019-05-18	幼虫	玉米	0	1
27	广东雷州市徐闻县	2019-05-08	幼虫	玉米	2	0
28	广东陆丰市	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
29	广东罗定市	2019-05-19	幼虫	玉米	1	0
30	广东茂名市高明市	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
31	广东茂名市	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
32	广东茂名市茂南区	2019-05-15	成虫	性诱	2	0
33	广东梅州市大埔县	2019-05-20	幼虫	玉米	2	0
34	广东梅州市平远县	2019-05-22	幼虫	玉米	2	0
35	广东梅州市五华县	2019-05-20	幼虫	玉米	2	0
36	广东清远市	2019-06-11	幼虫	玉米	2	0
37	广东清远市清新区	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
38	广东韶关市仁化县	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
39	广东韶关市乳源瑶族自治县	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
40	广东韶关市翁源县	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
	广东韶关市翁源县	2019-06-07	幼虫	玉米	1	1
41	广东韶关市武江区	2019-05-07	幼虫	玉米	2	0
42	广东深圳市	2019-05-11	幼虫	玉米	3	0
43	广东阳春市	2019-05-08	幼虫	玉米	2	0
44	广东阳江市阳东区	2019-05-08	幼虫	玉米	2	0
45	广东阳江市阳西县	2019-05-15	幼虫	玉米	2	0
46	广东云浮市新兴县	2019-05-17	幼虫	玉米	2	0
47	广东云浮市郁南县	2019-05-17	幼虫	玉米	2	0
48	广东云浮市云安区	2019-05-29	幼虫	玉米	2	0
49	广东云浮市云城区	2019-05-21	幼虫	玉米	2	0
	广东云浮市云城区	2019-05-29	成虫	性诱	1	0
50	广东湛江市	2019-05-07	幼虫	玉米	6	0
51	广东湛江市赤坎区	2019-05-05	幼虫	玉米	2	2
52	广东湛江市雷州市	2019-04-30	幼虫	玉米	2	0
53	广东湛江市坡头区	2019-05-12	幼虫	玉米	1	0
54	广东湛江市遂溪县	2019-04-28	幼虫	玉米	5	0
55	广东湛江市吴川市	2019-05-12	幼虫	玉米	2	0
56	广东湛江市霞山区	2019-05-19	幼虫	玉米	2	0

续表 1　Table 1(Continued)

样品编号 Sample no.	采集地点 Collection sites	采集时间/年-月-日 Collection time	虫态 Stages	寄主植物或来源 Host or source	水稻型数量/头 Rice-strain	玉米型数量/头 Corn-strain
57	广东肇庆市高要区	2019-05-13	幼虫	玉米	2	0
58	广东肇庆市四会市	2019-05-29	幼虫	玉米	2	0
59	广东中山市民众镇	2019-05-14	幼虫	玉米	2	0
60	广东珠海市斗门区	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
61	广西百色市田林县	2019-03-25	成虫	性诱	2	0
62	广西百色市右江区	2019-03-27	成虫	性诱	1	0
63	广西北流市北流镇	2019-05-28	成虫	性诱	1	0
64	广西贵港市港南区	2019-04-15	成虫、幼虫	性诱、玉米	16	0
65	广西河池市东兰县	2019-04-12	幼虫	玉米	4	0
	广西河池市东兰县	2019-04-01	成虫	性诱	9	1
66	广西河池市都安县	2019-03-25	成虫	性诱	0	1
67	广西河池市大化县	2019-05-11	成虫	性诱	1	0
68	广西河池市天峨县	2019-04-19	成虫、幼虫	性诱、玉米	6	0
69	广西河池宜州	2019-03-11	成虫	性诱	1	0
70	广西贺州市	2019-05-11	幼虫	玉米	2	0
71	广西靖西市禄峒镇	2019-04-13	成虫	性诱	1	0
72	广西来宾市	2019-05-25	成虫	性诱	1	0
73	广西柳州市融安县	2019-04-26	成虫、幼虫	性诱、玉米	3	0
74	广西钦州市浦北县	2019-04-16	成虫	性诱	0	1
	广西钦州市浦北县	2019-04-10	成虫	性诱	1	0
75	广西钦州市灵山县	2019-04-11	成虫	性诱	6	0
76	广西玉林市陆川县	2019-04-10	幼虫	玉米	8	0
77	贵州贵阳市	2019-04-28	幼虫	玉米	5	0
78	海南海口市琼山区	2019-05-06	幼虫	玉米	2	0
79	海南三亚市天涯区	2019-06-01	幼虫	苏丹草	2	0
80	湖北咸宁市通山县	2019-06-11	幼虫	玉米	2	0
81	湖北宜昌市当阳市	2019-06-11	幼虫	玉米	2	0
82	湖南常德市	2019-05-15	幼虫	玉米	2	0
83	湖南常德市	2019-05-19	幼虫	玉米	2	0
84	湖南常德市临澧县	2019-05-22	幼虫	玉米	2	0
85	湖南郴州市	2019-05-08	幼虫	玉米	2	0
86	湖南郴州市	2019-05-17	幼虫	玉米	1	0
87	湖南郴州市良田镇	2019-05-18	幼虫	玉米	1	0
88	湖南郴州市宜章县	2019-05-12	幼虫	玉米	2	0
89	湖南衡阳市衡阳县	2019-05-17	幼虫	玉米	2	0
90	湖南怀化市新晃县	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
91	湖南怀化市溆浦县	2019-05-15	幼虫	玉米	1	1
92	湖南怀化市芷江县	2019-05-14	幼虫	玉米	2	0
93	湖南怀化市中方县	2019-05-15	幼虫	玉米	2	0
94	湖南连源市	2019-05-22	幼虫	玉米	2	0
95	湖南娄底市	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
96	湖南娄底市新化县	2019-05-17	幼虫	玉米	2	0
97	湖南汨罗市	2019-05-14	幼虫	玉米	2	0
98	湖南邵阳市	2019-04-30	幼虫	玉米	2	0
99	湖南邵阳市	2019-05-12	成虫	性诱	1	0
100	湖南邵阳市邵东县	2019-05-15	幼虫	玉米	2	0
101	湖南邵阳市城步县	2019-05-13	幼虫	玉米	1	0
102	湖南邵阳市隆回县	2019-05-17	幼虫	玉米	1	0
103	湖南邵阳市邵阳县	2019-05-15	幼虫	玉米	2	0
104	湖南邵阳市武冈市	2019-05-14	幼虫	玉米	2	0
105	湖南邵阳市新邵县	2019-05-29	幼虫	玉米	2	0
106	湖南益阳市南县	2019-05-22	幼虫	玉米	2	0
107	湖南湘潭市	2019-05-18	幼虫	玉米	1	0
108	湖南永州市	2019-05-08	幼虫	玉米	2	0

续表 1 Table 1(Continued)

样品编号 Sample no.	采集地点 Collection sites	采集时间/年-月-日 Collection time	虫态 Stages	寄主植物或来源 Host or source	水稻型数量/头 Rice-strain	玉米型数量/头 Corn-strain
109	湖南永州市零陵区	2019-05-12	幼虫	玉米	2	0
110	湖南永州市道县	2019-05-01	幼虫	玉米	2	2
111	湖南永州市江华县	2019-05-03	幼虫	玉米	2	2
112	湖南永州市蓝山县	2019-05-22	成虫	性诱	1	0
113	湖南永州市冷水滩区	2019-05-18	幼虫	玉米	2	0
114	湖南岳阳市平江县	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
115	湖南张家界市慈利县	2019-05-19	幼虫	玉米	1	0
116	江西九江市	2019-06-11	幼虫	玉米	7	0
117	江西吉安市井冈山市	2019-06-07	幼虫	玉米	2	0
118	江西南昌市安义县	2019-06-11	幼虫	玉米	2	0
119	江西南昌市新建区	2019-06-11	幼虫	玉米	2	0
120	江西萍乡市安源区	2019-06-07	幼虫	玉米	2	0
121	江西新余市渝水区	2019-06-11	幼虫	玉米	2	0
122	上海奉贤区青村镇	2019-06-07	幼虫	玉米	1	0
123	四川泸州市合江县	2019-04-30	幼虫	水稻	1	0
124	云南昆明市	2019-05-25	幼虫	玉米	1	0
125	云南西双版纳傣族自治州	2019-03-16	成虫	性诱	5	0
126	浙江丽水市蓬都区	2019-05-18	幼虫	玉米	2	0
127	浙江丽水市松阳县	2019-05-25	幼虫	玉米	2	0
128	浙江宁波市象山县	2019-06-01	成虫	性诱	2	0
129	浙江温州市乐清市	2019-06-01	幼虫	玉米	2	0
130	重庆巫溪县	2019-06-07	幼虫	玉米	2	0
131	重庆秀山县	2019-06-07	幼虫	玉米	2	0
合计 Total					306	12

将本研究测定的 *CO* Ⅰ基因序列与 NCBI 公布的北美美国、南美巴西、非洲南非、亚洲印度等的草地贪夜蛾的 *CO* Ⅰ序列进行比对，以棉铃虫 *Helicoverpa armigera CO* Ⅰ序列作为外群构建系统进化树(图 1)。由于我国所有样品中属于同一基因型的样品序列高度一致，我们仅各选取 1 条序列(strain 1 和 strain 2)进行比对分析，结果表明，中国样品 strain 2 的 *CO* Ⅰ序列与印度、南非、美国佛罗里达种群的序列一致，与巴西以及美国的另一种群的序列有一定差别。虽然整个分支均为水稻型，但是从进化树也可看出，美洲不同地域种群的序列之间存在一定程度变异。在玉米型分支中，中国样品 strain 1 与南非以及美国佛罗里达种群的序列一致。与水稻型分支类似，来自美国不同地区的玉米型的 *CO* Ⅰ序列也表现出一定的差异。

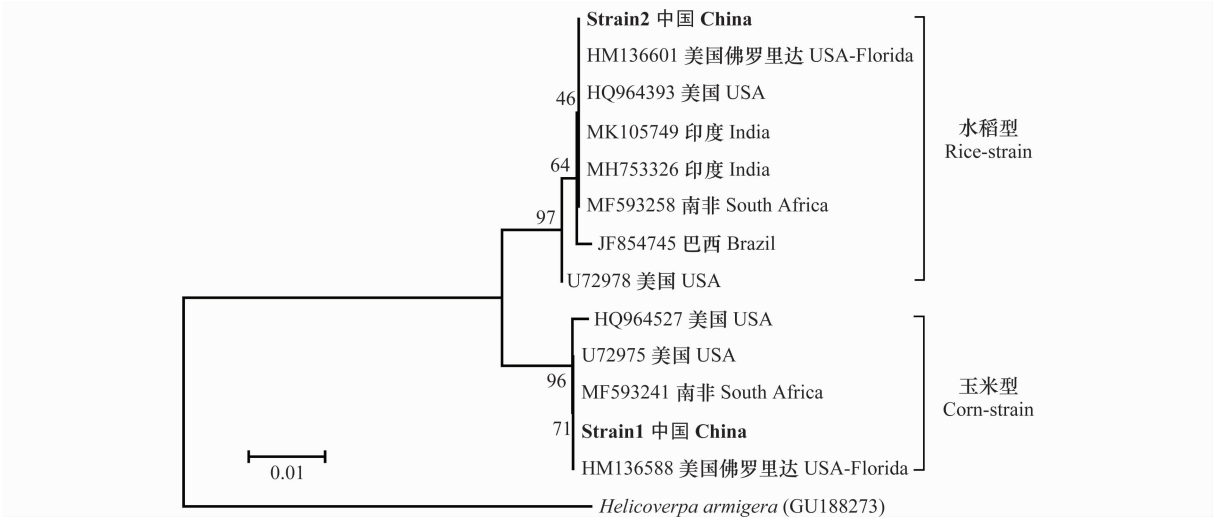


图 1 基于 *CO* Ⅰ序列构建的系统进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree inferred from *CO* Ⅰ gene fragments

我们比对所有样品 *Tpi* 基因序列,针对水稻型和玉米型 10 个差异单倍型位点进行分析,除了部分样品在 2 个位点显示为杂合外(图 2),其余样品均只显示一种基因型,并且均与玉米型单倍型特征相符合,该结果表明基于 *Tpi* 基因的序列分析显示所有样品均为玉米型。

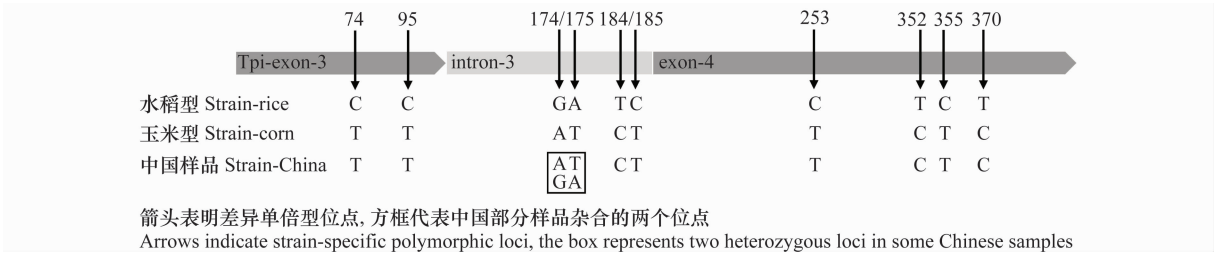


图 2　玉米型和水稻型 *Tpi* 基因片段单倍型比较

Fig. 2　Comparison of haplotypes of *Tpi* gene fragments between corn-strain and rice-strain

3　讨论

草地贪夜蛾在原产地美洲由于取食寄主植物的不同分化出玉米型和水稻型两种亚型,玉米型偏向取食玉米、甘蔗、高粱、谷子、棉花、大豆、花生等,而水稻型偏向取食水稻、各种牧草等。两种亚型在形态学上完全无法区分[5, 27],通过 *CO* Ⅰ 和 *Tpi* 等分子标记进行鉴定一直是主流方法,能够根据不同亚型单倍型特点将绝大多数水稻型和玉米型有效区分[12-14, 24-25]。此外,不同亚型在长期进化过程中,形成了一些特定的群体,包括对农药的抗性群体以及针对转基因作物的抗性群体,这些群体的鉴定也多依赖于分子辅助检测手段[9, 11]。

在前期工作中,我们利用 *CO* Ⅰ 和 *Tpi* 两种分子标记联合检测,发现入侵我国云南的 82 份草地贪夜蛾幼虫样品具有完全一致的基因型,并且通过 *Tpi* 基因单倍型位点比对分析鉴定为玉米型[26]。在本研究中,我们扩大了样品采集地区,大大增加了样本数量,不仅包含了各龄期幼虫和成虫,还覆盖了不同类型的寄主植物,运用相同的方法对入侵我国的草地贪夜蛾群体遗传特征进行了更进一步的研究。分析结果表明入侵我国的草地贪夜蛾具有两种 *CO* Ⅰ 基因型,而基于 *Tpi* 基因的结果显示均为玉米型,仅仅部分样品在 2 个位点表现出杂合现象,使用两种分子标记鉴定出现了不一致的结果。由于线粒体属于母系遗传,后代仅能遗传母本的线粒体 DNA,且两种亚型之间并不存在绝对的生殖隔离,雌性水稻型和雄性玉米型的交配行为在实验室和田间均被证实存在[23],因此分析认为,本研究中的不一致是由于水稻型母本和玉米型父本杂交产生,导致后代获得了水稻型线粒体的 *CO* Ⅰ 基因序列,但是核基因组在长期的繁衍扩散过程中更多地保留了玉米型的背景基因组,从而演化成特殊的玉米型。本研究中占主导的 96%的样品为一个杂交型群体的后代,由水稻型母本和玉米型父本杂交后代演化而来。由于在我国所有样品中均未检测出完全符合水稻型 *Tpi* 基因单倍型,因此推测该杂交发生在入侵我国、甚至是入侵非洲之前。

通过构建基于 *CO* Ⅰ 基因的系统进化树,我们发现入侵我国的草地贪夜蛾与南非、印度以及美国佛罗里达的草地贪夜蛾聚为一支,序列比对也表明具有完全一样的基因型。在美洲,根据 *CO* Ⅰ 基因单倍型频率可以将玉米型草地贪夜蛾分为佛罗里达(FL-type)和德克萨斯(TX-type)两个地理型亚群,其中 TX-type 广泛分布在南美、墨西哥和美国大部分地区,FL-type 限于佛罗里达、加勒比海地区和美国东海岸[28-30]。已有研究报道显示,入侵非洲的草地贪夜蛾群体很可能是通过贸易往来被带入非洲的一小部分群体繁衍扩散形成的[2]。由于在美洲已有少量关于杂交型群体后代的报道[22],因此极有可能是来自美国佛罗里达的杂交演化群体后代传入非洲。从进化树可以看出,中国草地贪夜蛾与非洲草地贪夜蛾 *CO*Ⅰ基因序列完全一致,且主导型比例相同[15,31],因此我们推断草地贪夜蛾入侵非洲之后,不断扩散,随后进入西亚,持续往东扩散至东南亚地区,最后通过中缅边境侵入我国,呈现扩散暴发态势。

虽然目前有部分研究报道水稻型在非洲和亚洲也存在,但是仅仅是基于 *CO* Ⅰ 单基因或多个线粒体来源的基因鉴定[15,17],对于 *Tpi* 基因的分析也是根据个别变异位点的判断[16],基于 PCR 的一代测序

也可能会由于扩增或测序误差造成碱基差异。在本研究中,部分样品 *Tpi* 基因也存在 2 个位点的杂合(图 2),由于草地贪夜蛾性别决定属于 ZW 型,*Tpi* 基因位于 Z 染色体,因此可能会因为雌性(ZW)或者雄性(ZZ)个体性别差异造成杂合。

通常情况下,背景单一的小种群长期的近交会经历种群瓶颈效应,容易造成遗传衰退[32]。而侵入我国的草地贪夜蛾的祖先具有杂交背景,后代理论上可能具有某种程度的杂交优势,显示出更强的适应性;也可能由于杂交而产生一定的适合度代价,导致自身抵抗能力下降。值得注意的是,侵入我国的草地贪夜蛾在取食行为以及为害特征上可能与传统的玉米型有所差异,包括农药抗性和对转基因作物的抗性遗传特征会相应改变,因此仅仅通过连锁分子标记检测可能造成一定偏差,还需要结合更加完整的生物测定进行判断。对于这一新的玉米型草地贪夜蛾,在防控措施上可能要更加的谨慎。鉴于入侵群体祖先经历过杂交,理论上存在进化出水稻型的可能性,还需要进一步基因组测序的数据来论证,因此需要对水稻作物进行更加严密的监控。

目前我国发现受害作物主要有玉米,部分省份有甘蔗、高粱和少量的谷子、花生,均属于玉米型寄主植物。四川省合江县植保站 4 月 30 日在水稻秧苗捕捉到几头高龄草地贪夜蛾幼虫(*CO* Ⅰ基因鉴定为草地贪夜蛾,但是 *Tpi* 基因无法扩增),湖南农业大学李有志教授 5 月 13 日在湖南省岳阳市平江县稻田发现在 3 m^2 的范围内有 17 头 4 龄期幼虫,并且都在稻株上进行取食,后来当地植保部门普查未在稻田见有为害。推测为低龄幼虫吐丝扩散至水稻植株上,或迁入成虫在无法搜寻到最适寄主玉米的情况下,被迫选择水稻产卵,因此应是环境胁迫造成的偶然事件。

总的来说,目前我国发生的草地贪夜蛾存在两种线粒体 *CO* Ⅰ基因型,且比例差异悬殊。然而两种基因型所代表的群体之间是否有杂交,在雌雄交配选择上是否有偏好性,需要更进一步的研究。此外,本研究中有多份样品仅能得到 *CO* Ⅰ扩增片段,而采用 *Tpi* 引物无法扩增出有效片段,可能是由于样品 DNA 质量较差,也不排除具有更加复杂的基因组背景特征,需要采用全基因组分析手段,选取更多的位点,针对水稻型和玉米型两种亚型基因组差异特征[33],进行具体的测序分析和位点比对,更加深入地挖掘入侵我国的草地贪夜蛾的遗传特征,为其防控提供更加准确的信息。我国当前对于草地贪夜蛾的群体遗传研究有限,亟待更多的数据支持。还应密切跟踪非洲、亚洲等国家水稻型扩散动向,提高我国防范该类型草地贪夜蛾的主动性。

参考文献

[1] 杨普云,朱晓明,郭井菲,等. 我国草地贪夜蛾的防控对策与建议[J/OL]. 植物保护,2019,45. https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019260.

[2] NAGOSHI R N,GOERGEN G,PLESSIS H D,et al. Genetic comparisons of fall armyworm populations from 11 countries spanning sub-Saharan Africa provide insights into strain composition and migratory behaviors[J/OL]. Scientific Reports,2019,9:8311.

[3] STOKSTAD E. New crop pest takes Africa at lightning speed [J]. Science,2017,356 (6337):473 - 474.

[4] 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.

[5] PASHLEY D P. Host-associated genetic differentiation in fall army worm (Lepidoptera:Noctuidae):a sibling species complex [J]. Annals of the Entomological Society of America,1986,79 (6):898 - 904.

[6] MITCHELL E R,MCNEIL J N,WESTBROOK J K,et al. Seasonal periodicity of fall armyworm,(Lepidoptera:Noctuidae) in the Caribbean basin and northward to Canada[J]. Journal of Entomological Science,1991,26(1):39 - 50.

[7] WESTBROOK J K,NAGOSHI R N,MEAGHER R L,et al. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths [J]. International Journal of Biometeorology,2016,60:255 - 267.

[8] 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 - 11.

[9] 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.

[10] STORER N P,BABCOCK J M,SCHLENZ M,et al. Discovery and characterization of field resistance to Bt maize:*Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:Noctuidae) in Puerto Rico [J]. Journal of Economic Entomology,2010,103(4):1031 - 1038.

[11] BANERJEE R,HASLER J,MEAGHER R,et al. Mechanism and DNA-based detection of field-evolved resistance to transgenic Bt corn in fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*)[J/

OL]. Scientific Reports,2017,7:10877.

[12] MEAGHER R L, CALLO-MEAGHER M. Identifying host of fall armyworm (Lepidoptera:Noctuidae) in Florida using mitochondrial markers[J]. Florida Entomologist, 2003, 86(4): 450 - 455.

[13] NAGOSHI R N,MURUA M G,HAY-ROE M,et al. Genetic characterization of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Argentina [J]. Journal of Economic Entomology,2012,105(2):418 - 428.

[14] NAGOSHI R N. The fall armyworm triosephosphate isomerase (*Tpi*) gene as a marker of strain identity and interstrain mating [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2010,103(2):283 - 292.

[15] JACOBS A,VUUREN A V,RONG I H. Characterisation of the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith) (Lepidoptera:Noctuidae) from South Africa [J]. Africa Entomology,2018,26(1):45 - 49.

[16] NAGOSHI R N,KOFFI D,AGBOKA K,et al. Comparative molecular analyses of invasive fall armyworm in Togo reveal strong similarities to populations from the eastern United States and the Greater Antilles [J/OL]. PLoS ONE,2017,12(7):e0181982.

[17] KALLESHWARASWAMY C M, ASOKAN R, MAHADEVASWAMY H M,et al. First record of invasive fall armyworm,*Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) on rice (*Oryza sativa*) from India[J]. Journal of Entomology and Zoology Studies,2019,7(3):332 - 337.

[18] JUÁREZ M L,MURUA M G,GARCÍA M G,et al. Host association of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:Noctuidae) corn and rice strains in Argentina, Brazil and Paraguay[J]. Journal of Economic Entomology,2012,105(2):573 - 582.

[19] OTIM M H,TEK T W,WALSH T K,et al. Detection of sister-species in invasive populations of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:Noctuidae) from Uganda [J/OL]. PLoS ONE,2018,13(4):e0194571.

[20] COCK M J W,BESEH P K,BUDDIE A G,et al. Molecular methods to detect *Spodoptera frugiperda* in Ghana,and implications for monitoring the spread of invasive species in developing countries [J/OL]. Scientific Reports,2017,7:4103.

[21] NAGOSHI R N,GOERGEN G,TOUNOU K A,et al. Analysis of strain distribution,migratory potential,and invasion history of fall armyworm populations in northern Sub-Saharan Africa [J]. Scientific Reports,2018,8:3710.

[22] NAGOSHI R N,MEAGHER R L,NUSSELY G,et al. Effects of fall armyworm (Lepidoptera:Noctuidae) interstrain mating in wild populations [J]. Environmental Entomology,2006,35: 561 - 568.

[23] PASCALINE D,FABRICE L,CLAIRE L,et al. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:Noctuidae) host-plant variants:two host strains or two distinct species? [J]. Genetica,2015,143(3):305 - 316.

[24] NAGOSHI R N,MEAGHER R L. Using intron sequence comparisons in the triose-phosphate isomerase gene to study the divergence of the fall armyworm host strains [J]. Insect Molecular Biology,2016,25(3):324 - 337.

[25] NAGOSHI R N. Improvements in the identification of strains facilitate population studies of fall armyworm subgroups[J]. Annals of the Entomological Society of America,2012,105(2): 351 - 358.

[26] 张磊,靳明辉,张丹丹,等. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定[J].植物保护,2019,45(2):19 - 24.

[27] PASHLEY D P,HAMMOND A M,HARDY T N. Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera,Noctuidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America,1992,85(4):400 - 405.

[28] NAGOSHI R N,SILVIE P,MEAGHER R L. Comparison of haplotype frequencies differentiate fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) corn-strain populations from Florida and Brazil [J]. Journal of Economic Entomology,2007,100(3):954 - 961.

[29] NAGOSHI R N,MEAGHER R L,FLANDERS K,et al. Using haplotypes to monitor the migration of fall armyworm (Lepidoptera:Noctuidae) corn-strain populations from Texas and Florida [J]. Journal of Economic Entomology,2008,101(3): 742 - 749.

[30] NAGOSHI R N,ROSAS-GARCIA N M,MEAGHER R L,et al. Haplotype profile comparisons between *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:Noctuidae) populations from Mexico with those from Puerto Rico,South America,and the United States and their implications to migratory behavior [J]. Journal of Economic Entomology,2015,108(1):135 - 144.

[31] NAGOSHI R N. Evidence that a major subpopulation of fall armyworm found in the Western Hemisphere is rare or absent in Africa,which may limit the range of crops at risk of infestation [J/OL]. PLoS ONE,2019,14(4):e0208966.

[32] FACON B,HUFBAUER R,TAYEH A,et al. Inbreeding depression is purged in the invasive insect *Harmonia axyridis* [J]. Current Biology,2011,21(5):424 - 427.

[33] GOUIN A,BRETAUDEAU A,NAM K. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*,Noctuidae) with different host-plant ranges [J/OL]. Scientific Reports,2017,7:11816.

(责任编辑:杨明丽)