

特 别 关 注

Special Focus

草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源及其应用现状

陈万斌, 李玉艳, 王孟卿, 刘晨曦, 毛建军, 陈红印, 张礼生*

(中国农业科学院植物保护研究所, 中美合作生物防治实验室, 北京 100193)

摘要 昆虫病原微生物是广泛存在于自然界并能调控昆虫种群数量动态的一类重要自然资源。我国独特的地理位置、丰富的植物资源、适宜的气候条件等因素促使草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 在我国将呈现周年常态化发生态势, 因此草地贪夜蛾的防控工作将是一项长期的重大任务。本文整理了草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源, 概述了昆虫病原微生物在草地贪夜蛾防控工作中的应用现状, 就其现状指出了存在的问题并为未来的发展提出了相应的建议, 旨在为更好地利用昆虫病原微生物防控草地贪夜蛾提供参考。

关键词 草地贪夜蛾; 生物防治; 昆虫病原微生物

中图分类号: S 435.132 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019453

Entomopathogen resources of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, and their application status

CHEN Wanbin, LI Yuyan, WANG Mengqing, LIU Chenxi, MAO Jianjun, CHEN Hongyin, ZHANG Lisheng

(Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, USDA-ARS

Sino-American Biological Control Laboratory, Beijing 100193, China)

Abstract Entomopathogen are a kind of major natural resources which exist widely in nature and can regulate the dynamic of insect population. *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) will present a trend of annual occurrence due to the unique geographical location, abundant plant resources and suitable climatic conditions in China. Therefore, the prevention and control of this seriously threatening species will be a long-term arduous task. This paper summarized the entomopathogen resources of fall armyworm and outlined its application status in controlling fall armyworm. Finally, in order to provide references for the better control of *S. frugiperda* via these resources, we also raised some problems faced for application status, and meanwhile gave some advices for its future development.

Key words *Spodoptera frugiperda*; biological control; entomopathogen

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae, 是起源于美洲热带和亚热带地区并广泛分布于美洲大陆的重大农业害虫^[1]。其幼虫食性杂, 寄主植物多达 76 科 353 种, 主要为禾本科 (106 种)、菊科 (31 种) 和豆科 (31 种) 植物, 其中对玉米的为害较为严重^[2]。玉米茎秆、叶片、雄穗、花丝和籽粒等部位均可被幼虫取食为害。在玉米上, 1~3 龄幼虫通常在叶背取食, 叶片被取食后常会形成半透明的薄膜, 幼虫可吐丝并在风或其他外力作用下转移到新的植株上转主为害; 而 4~6 龄幼虫取食会在叶片上形成不规则的孔洞, 若取食幼苗则会影响新叶的

生长和果穗的发育^[3]。草地贪夜蛾除幼虫具有寄主范围广、为害严重的特点外, 其成虫还具有很强的迁飞和繁殖能力。在适宜条件下, 雌蛾寿命约 2~3 周, 在此期间会产 6~10 个卵块, 约有 1 500~2 000 粒卵^[3]。成虫强大的远距离跨境迁飞能力是其在全球迅速蔓延、发生的重要原因之一。记录表明, 若风向适宜, 成虫 30 h 可迁飞 1 600 km, 即可从美国密西西比州到加拿大南部^[4]。

草地贪夜蛾于 2019 年年初侵入我国云南省普洱市江城并与其他省份迅速扩散^[5]。截至 2019 年 7 月, 草地贪夜蛾已蔓延到我国 21 个省(市、自治区) 1 246 个县。其中, 西南、华南和江南夏秋玉米区

收稿日期: 2019-09-01 修订日期: 2019-09-04

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0201000); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(Y2019YJ06)

* 通信作者 E-mail: zhangleesheng@163.com

是草地贪夜蛾为害重点区域,在云南、广西等侵入区发生最重,目前仍在向黄淮海和东北玉米产区扩散^[6]。该虫所到之处对当地农业生产均造成了一定损失。在巴西,尽管每年都在使用大量化学农药防控草地贪夜蛾,但玉米的产量损失仍达 19%~100%^[7-8]。据国际农业和生物科学中心(CABI)估算,草地贪夜蛾每年在非洲 12 个玉米主产国造成的损失约为这些国家玉米总产量的 21%~53%,相当于损失 24.8 亿~61.9 亿美元/年^[9]。在我国,草地贪夜蛾总体发生情况为点片或零星发生,全国发生面积为 130 多万 hm^2 左右^[6],预计在夏秋季节该虫进一步向华北和东北地区扩散后受害的玉米面积将超过 1 333 万 hm^2 ^[10]。因此,不论是在国内还是国外,草地贪夜蛾的防控任务都非常艰巨。

目前,各级部门都在积极开展草地贪夜蛾的防控工作。对于暴发性害虫草地贪夜蛾而言,化学防治仍是当前阶段控制其短时间内在我国大规模暴发成灾的主要手段。我国有草地贪夜蛾广泛的适生区、充足的食料资源、利于其迁飞的季风气流以及持续的境外虫源输入等客观因素促使草地贪夜蛾将在我国周年繁殖发生^[11]。鉴于此,农业农村部、全国农业技术推广服务中心等有关部门提出了以“长短结合、标本兼治”为原则,“分区治理、联防联控、综合治理”的防控策略。其中,以生物防治为重点、生态和农业防治为基础、化学防治为底线^[10]。根据目前国内对草地贪夜蛾的防控情况来看,采取生物防治措

施是有效可行的手段。进入 21 世纪以来,随着生命科学以及生物技术的发展,我国害虫生物防治学科也得到了较大的丰富与发展。目前,害虫生物防治常用的介体有天敌昆虫、微生物以及微生物代谢产物等,在生产和实践中分别通过以虫治虫、以微生物治虫和以微生物代谢产物治虫的形式体现^[12]。本文以微生物治虫为侧重点,总结和归纳了草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源,概述了昆虫病原微生物在草地贪夜蛾防控中的应用现状,并提出了一些建议,以期利用昆虫病原微生物资源生物防治草地贪夜蛾提供参考。

1 草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源

通过查阅资料发现,草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源较为丰富,共整理出昆虫病原微生物 47 种。其中细菌 10 种(芽胞杆菌科 *Bacillaceae* 10 种),病毒 7 种(杆状病毒科 *Baculoviridae* 6 种、呼肠孤病毒科 *Reoviridae* 1 种),真菌 12 种(虫霉科 *Entomophthoraceae* 4 种、麦角菌科 *Clavicipitaceae* 2 种、发菌科 *Trichocomaceae* 1 种、虫草菌科 *Cordycipitaceae* 2 种、瘤座菌科 *Tubercularia* 1 种、杯霉科 *Discellaceae* 1 种、多毛菌属 *Hirsutella* 1 种),微孢子虫 3 种(微孢子科 *Nosematidae* 2 种、布雷孢虫科 *Burenellidae* 1 种),线虫 15 种(斯氏线虫科 *Steinernematidae* 8 种、异小杆线虫科 *Heterorhabditidae* 5 种、索线虫科 *Mermithidae* 1 种和滑刃科 *Aphelenchoididae* 1 种)(表 1)。

表 1 草地贪夜蛾昆虫病原微生物名录

Table 1 List of entomopathogens of *Spodoptera frugiperda*

病原类别 Category of pathogen	科 Family	种 Species	参考文献 References	
细菌 Bacterium	芽胞杆菌科 <i>Bacillaceae</i>	蜡样芽胞杆菌 <i>Bacillus cereus</i>	[13]	
		苏云金芽胞杆菌鲈泽亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>aizawai</i>	[14]	
		苏云金芽胞杆菌阿莱亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>alesti</i>	[13]	
		苏云金芽胞杆菌 <i>Bacillus thuringiensis</i>	[13]	
		<i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>canadiensis</i>	[15]	
		苏云金芽胞杆菌达姆斯塔特亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>darmstadiensis</i>	[13]	
		苏云金芽胞杆菌蜡螟亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>galleriae</i>	[13]	
		苏云金芽胞杆菌库尔斯塔克亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>kurstaki</i>	[13]	
		苏云金芽胞杆菌苏云金亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>thuringiensis</i>	[13]	
		苏云金芽胞杆菌多窝亚种 <i>Bacillus thuringiensis</i> subsp. <i>tolworthi</i>	[13]	
病毒 Virus	杆状病毒科 <i>Baculoviridae</i>	Autographa nucleopolyhedrosis virus	[16]	
		<i>Baculovirus</i> <i>spodoptera</i>	[13]	
		草地贪夜蛾颗粒体病毒 <i>Spodoptera frugiperda</i> granulosis virus	[13]	
		草地贪夜蛾多粒包埋核型多角体病毒 <i>Spodoptera frugiperda</i> multiple nucleopolyhedrovirus	[13]	
		草地贪夜蛾核型多角体病毒 <i>Spodoptera frugiperda</i> nucleopolyhedrosis virus	[13]	
		<i>Trichoplusia</i> nucleopolyhedrosis virus	[16]	
		呼肠孤病毒科 <i>Reoviridae</i>	草地贪夜蛾质型多角体病毒 <i>Spodoptera frugiperda</i> cytoplasmic polyhedrosis virus	[16]

续表 1 Table 1(Continued)

病原类别 Category of pathogen	科 Family	种 Species	参考文献 References	
真菌 Fungi	虫霉科 Entomophthoraceae	灯蛾噬虫霉 <i>Entomophaga aulicae</i>	[13]	
		<i>Entomophthora</i> sp.	[17]	
		圆孢虫霉 <i>Entomophthora sphaerosperma</i>	[16]	
			根虫疫霉 <i>Erynia radicans</i>	[13]
	发菌科 Trichocomaceae	玫烟色拟青霉 <i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	[13]	
	虫草菌科 Cordycipitaceae	球孢白僵菌 <i>Beauveria bassiana</i>	[13]	
		布氏白僵菌 <i>Beauveria brongniartii</i>	[13]	
	麦角菌科 Clavicipitaceae	金龟子绿僵菌 <i>Metarhizium anisopliae</i>	[13]	
		莱氏绿僵菌 <i>Metarhizium rileyi</i>	[18]	
	瘤座菌科 Tuberculariae	腐皮镰刀菌 <i>Fusarium solani</i>	[19]	
	杯霉科 Discellaceae	球黑孢菌 <i>Nigrospora sphaerica</i>	[19]	
	多毛菌属 <i>Hirsutella</i>	<i>Hirsutella</i> sp.	[17]	
	微孢子虫 Microsporidia	微孢子科 Nosematidae	<i>Nosema laPHYGMAE</i>	[16]
棉铃虫微孢子虫 <i>Nosema heliothidis</i>			[16]	
	布雷孢虫科 Burenellidae	讷卡变形孢虫 <i>Vairimorpha necatrix</i>	[13]	
线虫 Nematode	斯氏线虫科 Steinernematidae	<i>Steinernema arenarium</i>	[20]	
		小卷蛾斯氏线虫 <i>Steinernema carpocapsae</i>	[21]	
		<i>Steinernema diaprepesi</i>	[22]	
		夜蛾斯氏线虫 <i>Steinernema feltiae</i>	[23]	
		格氏斯氏线虫 <i>Steinernema glaseri</i>	[24]	
		<i>Steinernema rarum</i>	[25]	
		<i>Steinernema riobrave</i>	[26]	
		<i>Steinernema</i> sp.	[27]	
		异小杆线虫科 Heterorhabditidae	<i>Heterorhabditis amazonensis</i>	[28]
			嗜菌异小杆线虫 <i>Heterorhabditis bacteriophora</i>	[29]
		印度异小杆线虫 <i>Heterorhabditis indica</i>	[30]	
		<i>Heterorhabditis</i> sp.	[20]	
		<i>Rhabditis blumi</i>	[26]	
	索线虫科 Mermithidae	<i>Hexameris</i> sp.	[31]	
	滑刃科 Aphelenchoididae	<i>Noctuidonema guyanense</i>	[32]	

2 昆虫病原微生物在草地贪夜蛾防控中的应用现状

草地贪夜蛾疫情发生后植保专家积极建言献策,各级相关机构和部门从不同角度和方向探索草地贪夜蛾的有效防控措施,为打好“虫口夺粮”攻坚战贡献自己的力量。其中,在众多的病虫害防治措施中,害虫生物防治是最节约和对环境最友好的方法,它可以通过生物或其代谢产物对害虫进行直接或间接的控制,是害虫可持续治理中不可或缺的重要组成部分^[33]。病原体是一类广泛存在于自然界且能引起多种疾病的微生物。在农业生产中,人们对植物病原体的认识更多的是它会影响到植物的品质或降低其产量,如真菌、细菌、病毒、线虫等,但很少有农民知道昆虫病原微生物这类病原体对昆虫产生影响^[3]。在草地贪夜蛾生物防治的研究中发现真菌、细菌和病毒是较为常见的昆虫病原微生物资源。在美洲地区,这些

病原体是调控草地贪夜蛾种群数量的重要自然因子。当地农民有时会收集已死亡和垂死的幼虫(这些幼虫体内充满了处于感染阶段的病毒粒子或其他病原体),将其磨碎、过滤后取含有病毒或真菌的滤液与水混合后在田间喷洒,尤其是直接喷洒在正在被草地贪夜蛾为害的玉米植株上^[3]。这些病原体的宿主特异性很高,通常局限于侵染一些亲缘关系较近的昆虫,且对天敌昆虫、植物、动物或人类不产生负面影响^[3]。昆虫病原微生物可通过改变宿主的生理、生态和行为等方式使其本身的繁殖和对环境的适应能力最大化,被侵染的宿主常表现出取食量下降或不取食、排出黏液、生长缓慢等症状,以此达到抑制宿主生长发育或杀死宿主的目的^[34]。

2.1 真菌

在自然条件下,昆虫病原真菌有较广的杀虫谱,可以侵染不同种和处于不同发育阶段的昆虫而导致其患病。昆虫病原真菌的致病机理为真菌孢子从昆

虫体表侵入到体内,然后在昆虫体内各组织部位扩增,最终以破坏组织和产生毒素的方式杀死昆虫。被侵染的昆虫常表现出不取食、体色变化和虫体僵硬等症状,最终死亡,其中,虫体僵硬是被真菌侵染后出现的典型症状。在侵染过程中,风、雨等自然因素以及虫菌之间的接触频率是影响宿主发病的重要因子。在诸多因子中,水分对发病成功与否起着至关重要的作用^[27]。自然界中,病原微生物致死的昆虫中约有60%是由真菌引起的,目前应用较广的真菌有白僵菌、绿僵菌和蜡蚧轮枝菌等^[12]。

昆虫病原真菌在草地贪夜蛾的防控中也得到了广泛的研究和应用。通过比较在墨西哥瓜纳华托州分离出来的14种真菌对草地贪夜蛾卵和幼虫的致病力发现,金龟子绿僵菌(Ma22,41和Mr8)对草地贪夜蛾卵和幼虫的致病率均为100%。球孢白僵菌(Bb39,23,9,40,19和21)引起的卵致病率在38%~92%之间,由Bb39、Bb19、Bb27、Bb23、Bb21和Bb40菌株引起的幼虫死亡率依次为74%、60%、54%、53%、28%和19%^[35]。莱氏绿僵菌也是侵染草地贪夜蛾的重要真菌。Ruiz-Nájera等^[36]调查发现,莱氏绿僵菌可侵染草地贪夜蛾3~6龄幼虫,尤其是对3龄幼虫的侵染率最高,为0.96%,患病幼虫体表起初被白色菌丝覆盖,后出现绿色粉状分生孢子。从单一菌株对草地贪夜蛾的致病力试验结果可看出其具有很好的控制潜力,但自然条件下往往是多种病原微生物共存的状态,它们之间的相互作用对草地贪夜蛾的致病力到底是起增效还是拮抗作用?为此,Souza等^[37]以草地贪夜蛾和大豆夜蛾*Anticarsia gemmatalis*为寄主研究了莱氏绿僵菌和核型多角体病毒在宿主体内的相互作用。研究表明,无论是在喷施莱氏绿僵菌前两天还是后两天接种病毒通常都会产生拮抗效应,而以不同的结合剂量同时施用真菌和病毒时则表现出相加作用。在侵染后的观察过程中发现死亡的幼虫通常会表现出混合感染的症状,即部分呈真菌致病的僵虫状,部分呈病毒致病的软体状态。两种病原物前后错开喷施后产生的拮抗效应可能是二者在寄主体内竞争营养物质的结果。因此,在运用昆虫病原真菌防控草地贪夜蛾的实践中与其他病原物混合使用是增效的手段之一,但需要进一步明确其适宜的使用方法、配比、剂量等。目前,国内学者也在进行草地贪夜蛾真菌方面的研究。郑亚强等^[18]2019年7月中旬和8月

初在云南曲靖玉米田调查发现莱氏绿僵菌对草地贪夜蛾的自然感染率分别为15.46%和29.83%,随时间推移莱氏绿僵菌的致病力也在增加。室内毒力测定结果表明,在草地贪夜蛾3龄幼虫上接种浓度为 1×10^8 个孢子/mL的莱氏绿僵菌,7d后的致病率达100%。在广州地区草地贪夜蛾的自然僵虫率最高为20.99%,室内条件下白僵菌对草地贪夜蛾幼虫的累积校正死亡率为78.57%^[38]。

人工培养基培养后其致病力是否会发生变化是昆虫病原真菌在使用过程中存在的一个很重要的问题。Morales-Reyes等^[39]在室内条件下比较了在不同介体(红胡须蚁*Pogonomyrmex barbatus*和PDA培养基)上培养白僵菌、绿僵菌和玫烟色拟青霉对草地贪夜蛾的致病力。结果发现,用人工培养基培养白僵菌、绿僵菌和玫烟色拟青霉对草地贪夜蛾2龄幼虫的致死率依次为45%、53%和100%,用昆虫活体培养的白僵菌和绿僵菌引起的死亡率为47%和65%。回归分析结果表明,对于同一种菌株而言,无论是在人工培养基还是在昆虫活体上连续培养后的致病力均不存在显著差异。说明通过人工培养基大规模培养真菌是防治草地贪夜蛾切实可行的措施且具有很大的潜力。

2.2 细菌

苏云金芽胞杆菌是当前研究最深、应用最广的昆虫病原细菌。苏云金芽胞杆菌的杀虫机制为伴孢晶体被昆虫取食后在其碱性肠道环境中会溶解并释放出杀虫晶体蛋白,杀虫晶体蛋白进一步被水解激活,活化的毒素与中肠上皮细胞上的受体蛋白氨肽酶N和碱性磷酸酯酶结合、聚集,然后再与钙黏蛋白受体结合,使其构象发生变化,再次与氨肽酶N及碱性磷酸酯酶结合,插入上皮细胞,使细胞膜产生孔洞,裂解,最终导致昆虫死亡^[40]。苏云金芽胞杆菌具有很强的选择性,并不是所有的Bt产品都可以用来防治草地贪夜蛾。

室内杀虫活性的测定是田间实践应用的前提和基础。因此,在投入应用之前对菌株的筛选或致病力评价是必不可少的。Polanczyk等^[14]在室内测定了不同Bt菌株对草地贪夜蛾2龄幼虫的杀虫活性。结果发现,*Bacillus thuringiensis* subsp. *aizawai* HD 68和*B. thuringiensis* subsp. *thuringiensis* 4412菌株以 3×10^8 cell/mL的浓度施用后草地贪夜蛾幼虫的死亡率分别为100%和80.40%,两种菌株的

LC₅₀ 分别为 6.7×10^6 cell/mL 和 8.6×10^6 cell/mL。两种菌株在杀虫活性方面的差异可能是由于它们杀虫晶体蛋白的组成和毒力的大小不同所致, *B. thuringiensis* subsp. *aizawai* HD 68 菌株有 2 个与毒性相关的基因 *cry1Aa* 和 *cry1D*, 而 *B. thuringiensis* subsp. *thuringiensis* 4412 只有一个 *cry1B* 基因与其毒性相关, 可能是因为 *cry1Aa* 与 *cry1D* 之间的相互作用增强了其致病力。在我国, 草地贪夜蛾疫情在云南发生后相关的研究也在陆续开展。李国平等^[41]测定了云南瑞丽草地贪夜蛾种群对 Bt 蛋白的敏感性, 研究表明, Vip3A、Cry1Ab、Cry1F、Cry2Ab、Cry1Ac 毒素蛋白对草地贪夜蛾的致死作用依次减弱, 而对草地贪夜蛾的生长发育抑制作用由强到弱依次为 Cry1Ab、Cry1F、Vip3A、Cry1Ac、Cry2Ab。瑞丽地区草地贪夜蛾对上述蛋白的敏感性指标介于 0.28~3.76 之间, 说明入侵我国云南的草地贪夜蛾种群对上述蛋白均未产生抗性, 该结果可为我国将来应用转 Bt 玉米防控草地贪夜蛾提供理论依据。

Bt 在田间的应用大多都是通过 Bt 制剂和转基因作物来实现。目前, 我国有超过 80 家 Bt 生产厂家, 每年可为市场提供超过 3 万 t 产品, 实际应用面积近 600 万 hm²^[12]。这为我国大规模生产 Bt 生物农药防治草地贪夜蛾提供了优越的条件和奠定了基础。由于转基因作物带来的高效杀虫活性、低成本的农业投入以及可观的经济收入等优点促使转基因作物被广大种植户广泛接纳。为了应对草地贪夜蛾在全球的疯狂肆虐, 种植表达苏云金芽胞杆菌杀虫蛋白的转基因杂交玉米已成为南美国家和全世界广泛采取的措施。如同长期使用化学农药一样, 随之而来的是处于高选择压下的草地贪夜蛾对 Bt 玉米产生了抗性^[42]。因此在 Bt 玉米的应用中应定期检测害虫的抗性变化情况, 通过适量种植非 Bt 玉米为害虫提供庇护所、同时种植多种转基因玉米(或含有多个转基因的玉米)的多基因策略等手段以延缓其抗性的发展^[43]。

2.3 线虫

昆虫病原线虫主要有斯氏线虫科 Steinernematidae 和异小杆线虫科 Heterorhabditidae 两大类, 其有寄主范围广、对人畜安全、易培养等优点^[44]。线虫对寄主的搜寻策略分为“巡洋舰型”和“守株待兔型”两种方式, 侵染期线虫一旦发现合适的寄主就会通过其气门、口器等自然孔口或伤口穿透寄主体表

进入体腔, 然后向体腔释放共生菌(嗜线虫致病杆菌 *Xenorhabdus* 和发光杆菌 *Photorhabdus*), 共生菌在宿主体内迅速繁殖使宿主患败血症而死^[44]。

昆虫病原线虫的毒力会因靶标害虫的改变而不同, 因此田间试验前在室内评价昆虫病原线虫对靶标害虫的致病力很有必要。Andaló 等^[20]在室内和温室条件下测定了 17 个巴西本地线虫品系对草地贪夜蛾 4 龄或 5 龄幼虫的致病力, 室内结果发现, 当 *Steinernema arenarium* 和 *Heterorhabditis* sp. RSC02 品系线虫与草地贪夜蛾幼虫比例为 200:1 时对草地贪夜蛾的致死率分别为 100% 和 97.6%; 而在温室条件下其引起的草地贪夜蛾死亡率分别为 77.5% 和 87.5%。土壤的湿度、质地、环境条件以及操作技术等都可能影响线虫致病力的因素。在农业系统中, 由于会经常使用生物杀虫剂, 并且害虫会受到自然界其他病原体的影响等, 在田间使用线虫时必须因地制宜调整使用方法和技术以保证昆虫病原线虫的控害潜力得到最大限度的发挥^[20]。昆虫病原线虫对靶标害虫的致病力是评价其控害效果的重要指标, 而线虫在侵染宿主后能否在宿主体内完成其生活史或产生子代数目的多少则可以反映其持续控害能力的强弱。将草地贪夜蛾 6 龄幼虫与线虫 *S. diaprepesi* 分别以 1:50 和 1:100 的比例混合后可分别引起草地贪夜蛾 93% 和 100% 的死亡率, 线虫在两个接种浓度下均可在草地贪夜蛾体内完成其生活史, 增殖出的后代数量分别为 11 329 IJs 和 27 155 IJs, 表明该线虫品系对草地贪夜蛾有很好的控制潜力^[22]。害虫对药剂的抗性是由选择压力和时间引起的进化过程, 可通过采取一些措施使“抗性转移”, 从而降低或延缓具有高频基因群体的建立速度^[45], 而同时喷施农药和昆虫病原线虫就是其中一种可行的手段。因为化学药剂和线虫对害虫的作用位点是相互独立的^[46]。通过在室内测定 3 种线虫(*H. indica*、*S. carpocapsae* 和 *S. glaseri*) 和 18 种草地贪夜蛾常用杀虫剂的相互作用, 发现毒死蜱、溴氰菊酯、虱螨脲、溴氰菊酯+三唑磷、除虫脲、氯氟氰菊酯、高效氯氟氰菊酯、多杀霉素等 12 种药剂与 3 种线虫之间有很好的兼容性, 对线虫的致病力不存在显著影响^[24]。同样, Viteri 等^[21]也发现线虫 *S. carpocapsae* 品系与氯虫苯甲酰胺或乙基多杀菌素协同使用时对草地贪夜蛾 5 龄幼虫的致死率超过 90%。因此, 筛选出与线虫相容性较高的药剂共同用于草地贪夜蛾

的防治将是延缓其抗性发展、提高防效、降低成本等的重要举措。

田间应用的方法或技术也是影响昆虫病原线虫致病力的主要因素。在应用过程中若将线虫暴露于紫外线下则会大幅降低线虫的存活率和致病力,因此尽可能选择在清晨或傍晚紫外线较弱的时候施用^[47],且此时草地贪夜蛾比较活跃,有利于线虫更有效地搜寻寄主。提高昆虫病原线虫对靶标害虫防效的另一个重要措施是施用叶面保护剂。叶面保护剂可以降低液体的表面张力,形成薄膜,利于线虫活动搜寻寄主,同时水膜还可以为线虫提供湿润的环境和保护层以避免因为干燥和紫外辐射而失活^[48]。目前,对于昆虫病原线虫防控草地贪夜蛾的研究大都以室内毒力测定为主,在应用、实践方面的研究相对较为缺乏。但通过室内研究结果可看出昆虫病原线虫在生物防治中有很大的应用潜力,因此在以后的研究中应在其应用技术、田间防效以及规模化生产等方面做更多的工作,以求达到产、学、研的相互协调和共同促进。

2.4 病毒

从当前对昆虫病毒的研究现状来看,能用于害虫生物防治的病毒主要有杆状病毒科的颗粒体病毒和核型多角体病毒以及呼肠孤病毒科的质型多角体病毒,棉铃虫核型多角体病毒(HaNPV)是在我国注册的第一个昆虫病毒杀虫剂^[12]。自然条件下当害虫取食被病毒感染的植物叶片或其他组织后,多角体会在昆虫中肠的碱性环境中溶解并释放感染性病毒粒子。被释放的病毒粒子侵染中肠上皮细胞并在细胞核内增殖,增殖的病毒会进一步扩散到体腔并感染脂肪组织、表皮、气管和唾液腺等其他组织,被感染昆虫在6~8 d后死亡^[27]。被杆状病毒感染后的害虫会呈现出体色发黄、进食量下降以及体表有斑点等症状。被感染的幼虫在死亡时头部向下倒挂于植株较高部位且部分腹足仍附着于植株上。已死亡的幼虫虫体发软、体色较深且虫体易破裂释放出富含多角体的体液,有利于病毒的进一步扩散^[27]。在一个完整的生活史中,杆状病毒会产生出芽型病毒(budded virus, BV)和包埋型病毒(occlusion-derived virus, ODV)两种病毒粒子。其中,前者在感染早期出现,主要功能是使病毒在昆虫体内的细胞或组织之间传播;而后者则在病毒感染的晚期出现,使病毒在昆虫个体间进行传播^[49]。

草地贪夜蛾多粒包埋核型多角体病毒(SfMN-PV)是一种具有高度寄主特异性的杆状病毒,可使草地贪夜蛾幼虫在摄入感染剂量的病毒后致死。该病毒目前正在被研发并用于治理中美洲地区的草地贪夜蛾^[50]。在喷洒病毒防控靶标害虫时病毒是否会对靶标害虫的自然寄生性天敌产生影响?二者之间是否会产生竞争或降低防效?这些均是值得考虑的问题。由于在被病毒和寄生蜂双重侵染的寄主体内,子代寄生蜂在幼虫阶段所需的营养物质等资源需求与病毒复制时所需的资源存在广泛的重叠,因此病毒与寄生蜂之间存在互相竞争的可能性^[51]。为此 Escribano 等^[51]研究了岛甲腹茧蜂 *Chelonus insularis*、黑唇姬蜂 *Campoletis sonorensis* 和核型多角体病毒在草地贪夜蛾幼虫体内的相互作用。研究发现,岛甲腹茧蜂无法区分草地贪夜蛾卵是否已被病毒感染,所有从被病毒感染的草地贪夜蛾卵中孵化出的幼虫在寄生蜂羽化之前就因感染病毒而死。黑唇姬蜂也无法区分草地贪夜蛾幼虫是否已被病毒感染或幼虫是否已被岛甲腹茧蜂寄生。所有被病毒致死剂量感染的幼虫均不适宜岛甲腹茧蜂的发育生长。相比之下,当草地贪夜蛾被黑唇姬蜂寄生后立即摄入致死剂量的病毒,其子代蜂不能存活;但当被寄生幼虫摄食病毒的时间推迟 2 d 时子代黑唇姬蜂则可存活,且其后代羽化率与被寄生时间和感染病毒的时间间隔成正比。相比于健康寄主,黑唇姬蜂在被病毒感染的寄主体内的发育时间更短。寄生过带病毒寄主的黑唇姬蜂在后来的寄生过程中不会将病毒传到健康寄主体内。研究结果说明在田间利用病毒防治草地贪夜蛾的时候可能会对未发育成熟的寄生性天敌构成威胁。尽管目前还没有相关的田间试验证实这一结果,但是该研究提前预估了在田间应用病毒制剂时可能出现的风险与问题,值得在后续的研究中借鉴和思考。

筛选出对靶标寄主感染力较高的昆虫病毒是其应用于实践的重要环节。Escribano 等^[52]比较了源于美洲地区的 4 个核型多角体病毒对草地贪夜蛾的毒力,Sf-NIC 和 Sf-US 品系对草地贪夜蛾 2 龄幼虫的毒力最高,Sf-2 品系的致死时间显著较 Sf-NIC、Sf-US 和 Sf-AR 短。随着草地贪夜蛾幼虫龄期的增加,Sf-NIC 品系的致死中浓度(LC₅₀)和致死时间也在增加。田间试验结果表明^[50],当以 1 000 LE/hm² (1 LE 约等于 6×10⁹ PIBs)的用量喷施后可引起近

40%的草地贪夜蛾死亡,随着时间的推移,病毒的致病力也在不断下降。试验中还发现在病毒制剂中加入砂糖后会有一些寄生性天敌的数量在一段时间内暂时性增加。由此可看出,靶标寄主的龄期、病毒的品系、病毒的施用浓度以及处理的时间等都是影响昆虫病毒致病力的因素。除了对病毒感染力的评价研究外,探索提高病毒感染力的增效因子也是昆虫病毒研究的热点之一。Méndez 等^[53]在墨西哥玉米田研究了多杀霉素与 SfMNPV 混合之后对草地贪夜蛾的防效,发现 SfMNPV 与低浓度的多杀霉素混合后对草地贪夜蛾的致死率为 90%,其防效要比单独使用 SfMNPV 高 12.5%~32%,且混合低浓度的多杀霉素对玉米田自然天敌的丰度几乎没有影响,而当多杀霉素浓度较高时则会与混合毒死蜱一样明显降低部分天敌的种群数量。此外,通过分子手段修饰病毒本身的基因以及插入外源性细菌、真菌或其他基因以增强病毒的毒力和扩大其杀虫谱也是增效的方法之一,值得深入研究。

2.5 微孢子虫

微孢子虫广泛存在于鳞翅目昆虫中,是专性细胞内寄生的单细胞原生动植物。昆虫取食含有微孢子的食物后,孢子会因其肠道的碱性环境刺激而萌发,萌发的孢子会将孢原质通过极管、极丝或入侵管等途径注入到昆虫的细胞质中,引起昆虫发病死亡^[54]。微孢子虫可通过食物、粪便、相互接触等方式将病原体水平传播给其他个体,也可以通过侵染雌虫卵巢使病原体通过卵垂直传播给后代,是自然界中制约昆虫种群密度的重要因素之一^[55]。

Patel 和 Habib^[56]在草地贪夜蛾幼虫体内发现了讷卡变形孢虫。幼虫在感染初期无明显症状。随后,患病幼虫最先表现的症状是腹侧特别是腹板之间出现浅粉色、食欲不振和轻微虚弱,而被高度感染的幼虫则几乎停止进食,粉色加深,更加虚弱,直至死亡。死亡幼虫体色发黑,虫体组织发生快速变化,但没有异味且表皮保持完整。草地贪夜蛾幼虫的中肠是讷卡变形孢虫感染后引起的第一个组织学病变部位,病原体可能以聚集的形式从表皮细胞向体腔转移,脂肪组织是病原体发展的主要表现部位。相比于其他病原微生物,微孢子虫的感染和发病是一个相对较为缓慢的过程,微弱的感染并不总是致命的。目前,在利用微孢子虫防控草地贪夜蛾方面的研究相对较为薄弱,所以对于机遇与困难共存的微孢子虫防控

草地贪夜蛾的研究还需进一步探索。

3 对我国应用昆虫病原微生物防控草地贪夜蛾的建议

一般来说,相对于合成杀虫剂而言,使用生物杀虫剂的局限性主要有以下几点:首先,受生物杀虫剂本身特性的限制,其不会像合成杀虫剂一样即时见效,产品有效期短且其储存条件因产品而异;其次,广大农民朋友对此类产品的认知度不够,没有真正了解生物杀虫剂的优点,再加上农民对增收致富实际利益的追求使得该产品得不到广大种植户的青睞,而是优先选择简单易用的化学合成药剂。最后,生物杀虫剂的注册登记往往要求提供的登记材料偏多、时间较长,需要耗费高额经费和大量时间。不合理的政策制度对该产业的发展造成了一定阻力,打消或减弱了有志从事该行业学者的积极性。

针对现阶段我国在应用昆虫病原微生物防控草地贪夜蛾方面存在的问题提出几点建议:

第一,微生物农药在草地贪夜蛾 IPM 中的应用还需要进一步会同各级单位和兄弟院校在草地贪夜蛾发生地和可能发生地较为系统、全面地调查其昆虫病原微生物资源。各地方相关部门着力研究当地的昆虫病原微生物对草地贪夜蛾的致病力、作用方式和控制潜力等,然后进行集中汇总、建立数据库并共享,以求实现各地对草地贪夜蛾的“联防联控”。

第二,建议开展对农民和基层人员的培训工作,使人们认识到生物农药本身的特点和其具有的合成化学农药所不能比拟的优点。让农民了解到生物农药虽然不会立即杀死害虫但是它可以减少害虫摄食量使其在几天内死亡。加大培训、宣传和推广力度促使全民提高对生态系统的保护意识和认识可持续发展的重要性,在害虫的防控中尽可能以生物防治为首选方案。

第三,政府应主导简化生物农药注册登记的程序和过程,大幅减免生物农药登记材料,避免出现企业或个人因登记材料过多、费用高、时间长而不想从事该行业的局面。对于从事生防产业的企业,政府应适当增加投资和扶持力度,充分调动从业人员的积极性;对积极响应并付诸实践生防产业的个人,政府应出台相关补贴政策,以鼓励本人和引导周围人应用生防产品。

第四,科研单位和高校也需进一步开展相关的研究工作。重点加强昆虫病原微生物新制剂的研发

以及配套的使用技术和设备等;着重解决昆虫病原微生物资源在人工扩繁过程中的技术问题,如病毒和微孢子虫的离体培养技术、制剂储存条件的优化和产品有效期的延长以及产品在施用后的抗逆能力等;明确昆虫病原微生物制剂与天敌昆虫、常用化学药剂和其他昆虫病原微生物制剂之间存在的相互增效或拮抗作用,以高效协同运用各种资源综合防治草地贪夜蛾;研究昆虫病原微生物制剂的增效途径,如添加叶面保护剂、缓释剂等以提高昆虫病原微生物的存活率和延缓其有效期。

在政府的引导和扶持下,生防企业以科研单位和高校等研究院所为依托并加强技术交流和成果转化,广大种植户积极响应产业号召并付诸实践,以最终在各级部门的努力和帮助下使我国生防产业实现质的飞跃和发展。

参考文献

- [1] TODD E L, POOLE R W. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenee from the Western Hemisphere [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1980, 73(6): 722 - 738.
- [2] MONTEZANO D G, SPECHT A, SOSA-GÓMEZ D R, et al. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. *African Entomology*, 2018, 26(2): 286 - 300.
- [3] FAO. Integrated management of the fall armyworm on maize [R]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2017.
- [4] ROSE A, SILVERSIDES R, LINDQUIST O. Migration flight by an aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Hemiptera: Aphididae), and a noctuid *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *The Canadian Entomologist*, 1975, 107(6): 567 - 576.
- [5] 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[EB/OL]. 植物病虫情报, 2019 第 7 期. https://www.natesc.org.cn/Html/2019_01_29/28092_151760_2019_01_29_457209.html.
- [6] 全国农业技术推广服务中心. 2019 年下半年玉米病虫害发生趋势预报[EB/OL]. 植物病虫情报, 2019 第 26 期. https://www.natesc.org.cn/Html/2019_07_26/28092_151760_2019_07_26_459392.html.
- [7] CRUZ I, TURPIN F T. Effect of *Spodoptera frugiperda* on different growth stages of corn [J]. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 1982, 17(3): 355 - 359.
- [8] CRUZ I, VIANA P A, WAQUIL J M. Manejo das pragas iniciais de milho mediante o tratamento de sementes com inseticidas sistêmicos [M]. Brazil: Embrapa Milho e Sorgo, 1999.
- [9] DAY R, ABRAHAMS P, BATEMAN M, et al. Fall armyworm: impacts and implications for Africa [J]. *Outlooks on Pest Management*, 2017, 28(5): 196 - 201.
- [10] 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]. *植物保护*, 2019, 45(4): 1 - 6.
- [11] 郭井菲, 何康来, 王振营. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策 [J]. *应用昆虫学报*, 2019, 56(3): 361 - 369.
- [12] 陈学新. 21 世纪我国害虫生物防治研究的进展、问题与展望 [J]. *昆虫知识*, 2010, 47(4): 615 - 625.
- [13] CABI. Datasheet report for *Spodoptera frugiperda* (fall armyworm) [EB/OL]. 2019. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/29810#tonaturalEnemies>.
- [14] POLANCZYK R A, SILVA R F P D, FIUZA L M. Effectiveness of *Bacillus thuringiensis* strains against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2000, 31(3): 165 - 167.
- [15] ARANGO J A, ROMERO M, ORDUZ S. Diversity of *Bacillus thuringiensis* strains from Colombia with insecticidal activity against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 92(3): 466 - 474.
- [16] GARDNER W A, FUXA J R. Pathogens for the suppression of the fall armyworm [J]. *Florida Entomologist*, 1980, 63(4): 439 - 447.
- [17] MOLINA-OCHOA J, LEZAMA-GUTIERREZ R, GONZALEZ-RAMIREZ M, et al. Pathogens and parasitic nematodes associated with populations of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in Mexico [J]. *Florida Entomologist*, 2003, 86(3): 244 - 253.
- [18] 郑亚强, 胡惠芬, 付玉飞, 等. 草地贪夜蛾莱氏绿僵菌的分离鉴定 [J]. *植物保护*: 1 - 7 [2019 - 09 - 01]. <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019399>.
- [19] HERNANDEZ-TREJO A, ESTRADA-DROUAILLET B, LÓPEZ-SANTILLÁN J A, et al. In vitro evaluation of native entomopathogenic fungi and neem (*Azadirachta indica*) extracts on *Spodoptera frugiperda* [J]. *Phyton, International Journal of Experimental Botany*, 2019, 88(1): 47 - 54.
- [20] ANDALÓ V, SANTOS V, MOREIRA G F, et al. Evaluation of entomopathogenic nematodes under laboratory and greenhouses conditions for the control of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Ciência Rural*, 2010, 40(9): 1860 - 1866.
- [21] VITERI D M, LINARES A M, FLORES L. Use of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* in combination with low-toxicity insecticides to control fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae [J]. *Florida Entomologist*, 2018, 101(2): 327 - 329.
- [22] CACCIA M G, DEL VALLE E, DOUCET M E, et al. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* and *Helicoverpa gelotopoeon* (Lepidoptera: Noctuidae) to the entomopathogenic nematode *Steinernema diaprepesi* (Rhabditida: Steinernematidae) under laboratory conditions [J]. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 2014, 74(1): 123 - 126.
- [23] RIGA E, WHISTLECRAFT J, POTTER J. Potential of controlling insect pests of corn using entomopathogenic nematodes

- [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2001, 81(4): 783–787.
- [24] NEGRISOLI A S, GARCIA M S, NEGRISOLI C R C B. Compatibility of entomopathogenic nematodes (Nematoda: Rhabditida) with registered insecticides for *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) under laboratory conditions [J]. Crop Protection, 2010, 29(6): 545–549.
- [25] NGUYEN K B, SHAPIRO-ILAN D I, FUXA J R, et al. Taxonomic and biological characterization of *Steinernema rarum* found in the southeastern United States [J]. Journal of Nematology, 2006, 38(1): 28–40.
- [26] LEYVA-HERNÁNDEZ H A, GARCÍA-GUTIÉRREZ C, RUÍZ-VEGA J, et al. Evaluation of the virulence of *Steinernema riobrave* and *Rhabditis blumi* against third instar larvae of *Spodoptera frugiperda* [J]. Southwestern Entomologist, 2018, 43(1): 189–197.
- [27] PRASANNA B M, HUESING J E, EDDY R, et al. Fall armyworm in Africa: a guide for integrated pest management [R]. Mexico, CDMX: CIMMYT, 2018.
- [28] ANDALO V, MOREIRA G F, MOINO JUNIOR A. Host-seeking behavior of the *Heterorhabditis amazonensis* nematode in response to stimulant sources [J]. Pesquisa Agropecuaria Tropical, 2017, 47(3): 265–272.
- [29] RODRÍGUEZ M G, HERNÁNDEZ-OCHANDÍA D, GÓMEZ L. Entomopathogenic nematodes: historical development and challenges for their efficient use as biological control in Cuban agriculture [J]. Revista de Protección Vegetal, 2012, 27(3): 137–146.
- [30] SALAZAR-GUTIÉRREZ J D, CASTELBLANCO A, RODRÍGUEZ-BOCANEGRA M X, et al. *Photorhabdus luminescens* subsp. *akhurstii* SL0708 pathogenicity in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2017, 20(4): 1112–1121.
- [31] WHEELER G S, ASHLEY T R, ANDREWS K L. Larval parasitoids and pathogens of the fall armyworm in honduran maize [J]. Entomophaga, 1989, 34(3): 331–340.
- [32] MARTI O, ROGERS C E. Effect of *Noctuidonema guyanense* (Nematoda: Acugutturidae) infection on the longevity of feral male *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) moths [J]. Journal of Entomological Science, 2000, 35(3): 259–266.
- [33] BATRA S W T. Biological control in agroecosystems [J]. Science, 1982, 215(4529): 134–139.
- [34] 石旺鹏, 李傲梅, 邢永杰, 等. 昆虫病原微生物对其寄主行为的调控作用研究进展 [J]. 微生物学报, 2018, 58(6): 1049–1063.
- [35] CRUZ-AVALOS A M, BIVIÁN-HERNÁNDEZ M D L Á, IBARRA J E, et al. High virulence of Mexican entomopathogenic fungi against fall armyworm, (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 2018, 112(1): 99–107.
- [36] RUIZ-NÁJERA R E, RUIZ-ESTUDILLO R A, SÁNCHEZ-YÁNEZ J M, et al. Occurrence of entomopathogenic fungi and parasitic nematodes on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae collected in central Chiapas, México [J]. Florida Entomologist, 2013, 96(2): 498–503.
- [37] SOUZA M L, SANCHES M M, SOUZA D A D, et al. Within-host interactions of *Metarhizium rileyi* strains and nucleopolyhedroviruses in *Spodoptera frugiperda* and *Anticarsia gemmatilis* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2019, 162: 10–18.
- [38] 程东美, 洪婉雯, 孙辉, 等. 草地贪夜蛾幼虫僵虫发生率调查及致病菌分离鉴定 [J]. 环境昆虫学报: 1–9 [2019–09–01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190717.1722.002.html>.
- [39] MORALES-REYES C, RODRIGUEZ-CONTRERAS J, SANCHEZ-PEDRAZA F, et al. Activity of entomopathogenic fungi against fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*: comparison of conidia produced on artificial media and insect hosts [EB/OL]. 2013. <https://esa.confex.com/esa/2013/webprogram/Paper77424.html>.
- [40] 李超峰. 苏云金芽孢杆菌杀虫活性的增效机制研究进展 [J]. 生物技术进展, 2018, 8(1): 14–20.
- [41] 李国平, 姬婷婷, 孙小旭, 等. 入侵云南草地贪夜蛾种群对 5 种常用 Bt 蛋白的敏感性评价 [J]. 植物保护, 2019, 45(3): 15–20.
- [42] NATIONAL ACADEMIES OF SCIENCES. Genetically engineered crops: experiences and prospects [M]. Washington, DC: The National Academies Press, 2016.
- [43] FATORETTO J C, MICHEL A P, SILVA FILHO M C, et al. Adaptive potential of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) limits Bt trait durability in Brazil [J]. Journal of Integrated Pest Management, 2017, 8(1): 1–10.
- [44] KAYA H K, GAUGLER R. Entomopathogenic nematodes [J]. Annual review of Entomology, 1993, 38(1): 181–206.
- [45] HOY M A. Multitactic resistance management: an approach that is long overdue? [J]. Florida Entomologist, 1995, 78(3): 443–451.
- [46] GEORGHIOU G P. Principles of insecticide resistance management [J]. Phytoprotection, 1994, 75(4): 51–59.
- [47] SHAPIRO-ILAN D I, GOUGE D H, PIGGOTT S J, et al. Application technology and environmental considerations for use of entomopathogenic nematodes in biological control [J]. Biological Control, 2006, 38(1): 124–133.
- [48] 陈松笔, 杨怀文, 栾显群, 等. 昆虫病原线虫叶面用抗干燥剂的研究 [J]. 植物保护学报, 2001, 28(1): 17–22.
- [49] KEDDIE B A, APONTE G W, VOLKMAN L E. The pathway of infection of *Autographa californica* nuclear polyhedrosis virus in an insect host [J]. Science, 1989, 243(4899): 1728–1730.
- [50] WILLIAMS T, GOULSON D, CABALLERO P, et al. Evaluation of a baculovirus bioinsecticide for small-scale maize growers in Latin America [J]. Biological Control, 1999, 14(2): 67–75.
- [51] ESCRIBANO A, WILLIAMS T, GOULSON D, et al. Parasitoid-pathogen-pest interactions of *Chelonus insularis*, *Camptopletis sonorensis*, and a nucleopolyhedrovirus in *Spodoptera frugiperda* larvae [J]. Biological Control, 2000, 19(3): 265–273.

东北地区主要是由于虫源基数不够,不排除随后年份虫源更为丰富时侵入东北春玉米区的可能。西南山地丘陵种植区和南方丘陵种植区,一年三季或四季都有玉米种植,不同时间交错种植,田间生育期多样,田间寄主能满足草地贪夜蛾迁入虫源或当地繁殖后代种群的营养需要,造成大部分虫源滞留当地辗转为害。初步统计,我国云南、广东、广西、海南、福建等周年繁殖区,10 月至翌年 2 月种植的冬玉米约 10 万 hm^2 ,3 月至 5 月中旬种植的春玉米约 80 万 hm^2 ,5 月下旬至 6 月底种植的夏玉米约 150 万 hm^2 ,7—9 月种植的秋玉米约 20 万 hm^2 ;安徽以南的迁飞过渡区,春玉米约 320 万 hm^2 ,夏玉米约 240 万 hm^2 ,秋玉米约 13 万 hm^2 。以上南方地区玉米种植面积仅占全国的 20%,但春夏季玉米的种植起到诱集带的作用,很大程度上延缓和减少了草地贪夜蛾的北迁时间和数量。但随着草地贪夜蛾境内外种群数量的加大,存在无法满足大种群取食的可能,从而增加其对其他作物为害的可能性,更重要的是导致北迁时间提早和数量增加,北方玉米主产区受害风险加大。因此,做好我国玉米品种和种植方式的合理布局是做好草地贪夜蛾长期治理的重要内容。

参考文献

- [1] 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(2): 255–267.
- [2] 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/OL]. NeoBiota, 2018, 40: 25–50. <https://doi.org/10.3897/neobiota.40.28165>.
- [3] 江幸福,张蕾,程云霞,等.草地贪夜蛾迁飞行为与监测技术研究进展[J].植物保护,2019,45(1): 12–18.
- [4] 姜玉英,刘杰,朱晓明.草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析[J].中国植保导刊,2019,39(2): 33–35.

- [5] 刘杰,姜玉英,吴秋琳,等.我国草地贪夜蛾冬春季发生为害特点和下半年发生趋势分析[J].中国植保导刊,2019,39(7): 36–38.
- [6] 吴秋琳,姜玉英,吴孔明.草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析[J].植物保护,2019,45(2): 1–6.
- [7] 吴秋琳,姜玉英,胡高,等.中国热带和亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析[J].植物保护,2019,45(3): 1–9.
- [8] 林伟,徐森鋒,权永兵,等.基于 MaxEnt 模型的草地贪夜蛾适生性分析[J].植物检疫,2019,33(4): 69–73.
- [9] 秦誉嘉,蓝师,赵紫华,等.迁飞性害虫草地贪夜蛾在我国的潜在地理分布[J].植物保护,2019,45(4): 43–47.
- [10] 杨普云,常雪艳.草地贪夜蛾在亚洲、非洲发生和影响及其防控策略[J].中国植物导刊,2019,39(6): 88–89.
- [11] 翟保平.稻飞虱:国际视野下的中国问题[J].应用昆虫学报,2011,48(5): 1184–1193.
- [12] FOSTER R E, CHERRY R H. Survival of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) exposed to cold temperature [J]. Florida Entomologist, 1987, 70(4): 419–422.
- [13] HOGG D B, PITRE H N, ANDERSON R E. Assessment of early-season phenology of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Mississippi [J]. Environmental Entomology, 1982, 11(3): 705–710.
- [14] ALI A, LUTTRELL R G, SCHNEIDER J C. Effects of temperature and larval diet on development of the fall army worm (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1990, 83(4): 725–733.
- [15] SCHLEMMER M. Effect of temperature on development and reproduction of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [D]. Evanston: North-West University, 2018.
- [16] 何莉梅,葛世帅,陈玉超,等.草地贪夜蛾的发育起点温度、有效积温和发育历期预测模型[J].植物保护,2019,45(5): 18–26.
- [17] 林昌善.粘虫生理生态学[M].北京:北京大学出版社,1990: 518–526.
- [18] 鲁智慧,和淑琪,严乃胜,等.温度对草地贪夜蛾生长发育及繁殖的影响[J].植物保护,2019,45(5): 27–31.
- [19] MONTEZANO D. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. African Entomology, 2018, 26(2): 286–300.

(责任编辑:杨明丽)

(上接 9 页)

- [52] ESCRIBANO A, WILLIAMS T, GOULSON D, et al. Selection of a nucleopolyhedrovirus for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae): structural, genetic, and biological comparison of four isolates from the Americas [J]. Journal of Economic Entomology, 1999, 92(5): 1079–1085.
- [53] MÉNDEZ W A, VALLE J, IBARRA J E, et al. Spinosad and nucleopolyhedrovirus mixtures for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in maize [J]. Biological Control, 2002, 25: 195–206.

- [54] FRANZEN C. How do microsporidia invade cells? [J]. Folia Parasitologica, 2005, 52: 36–40.
- [55] 王容燕,王金耀,曹伟平,等.棉铃虫微孢子虫病的田间发生调查及其致病力测定[J].华北农学报,2008, 23(S1): 248–251.
- [56] PATEL P N, HABIB M E M. Protozoosis caused by *Vairimorpha necatrix* (Microsporida, Nosematidae) in larvae of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae) [J]. Revista Brasileira de Zoologia, 1988, 5(4): 593–598.

(责任编辑:杨明丽)