

入侵福建的草地贪夜蛾的分子鉴定

王亚如¹, 蔡香云¹, 庄家祥², 侯有明^{1*}

(1. 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福建农林大学, 福州 350002;

2. 福建省植保植检总站, 福州 350003)

摘要 草地贪夜蛾是世界粮农组织预警的重大迁飞性害虫。2019年1月被发现入侵我国,并迅速在我国扩散蔓延,在我国玉米种植区造成重大经济损失。本文利用线粒体细胞色素C氧化酶亚基I(CO I)和位于Z染色体上的磷酸丙糖异构酶(*Tpi*)基因的分子标记对采集于福建地区的84份草地贪夜蛾进行群体遗传特征分析,结果显示,基于CO I仅在南平邵武和南平建阳两个地区鉴定到3份玉米型,其他81份均为水稻型;基于*Tpi*基因的检测结果,84份样品在174和175碱基处存在“AT”“GA”或“AT/GA”3种不同类型,但均为玉米型。福建省为亚热带季风气候区,玉米终年都有种植,草地贪夜蛾可在该省越冬,本研究基于CO I和*Tpi*两个基因片段的分子标记进行草地贪夜蛾两种亚型的分子鉴定,为热带与亚热带地区草地贪夜蛾的迁入迁出虫源监测预警提供了依据,为该入侵害虫遗传溯源积累了前期数据。

关键词 草地贪夜蛾; 水稻型; 玉米型; 分子标记; 入侵害虫

中图分类号: S 435.132 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2020138

Molecular identification of *Spodoptera frugiperda* invaded in Fujian province

WANG Yaru¹, CAI Xiangyun¹, ZHUANG Jiexiang², HOU Youming^{1*}

(1. State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops,

Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

2. Fujian Plant Protection and Plant Quarantine Station, Fuzhou 350003, China)

Abstract *Spodoptera frugiperda* is a major migratory pest that FAO has warned about it. It invaded China in January 2019 and spread rapidly, causing significant economic losses in China's corn planting areas. In this study, the molecular markers of mitochondrial cytochrome C oxidase subunit I (CO I) and triose phosphate isomerase (*Tpi*) located on the Z chromosome were used to analyze the population genetic characteristics of 84 *S. frugiperda* samples collected from Fujian province. The results showed that only 3 samples from Shaowu and Jianyang of Nanping county were identified as corn strain, and the other 81 samples were identified as rice strain by CO I gene. When using *Tpi* gene as marker, though three gene types including “AT” and “GA” or “AT/GA” at position 174 and 175 were identified, all samples were corn strain. Fujian province belongs to subtropical monsoon climate area, and corn is planted all year round. *S. frugiperda* can overwinter here. This study used two molecular markers, CO I and *Tpi* to identify the biotypes of *S. frugiperda*. The results provided a basis for the monitoring of the source of fall armyworms in tropical and southern subtropical regions, and accumulated preliminary data for the genetic tracing of the invasive pest.

Key words *Spodoptera frugiperda*; rice strain; corn strain; molecular marker; invasive insects

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 俗称秋黏虫(fall armyworm),是夜蛾科 Noctuidae 灰翅夜蛾属 *Spodoptera* 的一种杂食性、迁飞性、检

疫性农业害虫^[1],可对农作物造成毁灭性破坏。其原产于美洲的热带和亚热带地区,寄主植物 350 多种,主要寄主为玉米和水稻。自 2019 年 1 月入侵我

收稿日期: 2020-03-18 修订日期: 2020-04-23

基金项目: 福建省科技重大专项(2017NZ0003-1-6)

* 通信作者 E-mail: ymhhou@fafu.edu.cn

国后,草地贪夜蛾已扩散至我国 20 多个省(直辖市、自治区)^[2],为害玉米^[3]、小麦^[4]、花生^[5]等作物,尤其是玉米种植区,因草地贪夜蛾为害已造成无法挽回的经济损失。

草地贪夜蛾成虫迁飞能力极强,据报道其成虫在风向合适时每晚可迁飞 100 km^[6]。草地贪夜蛾发源于美洲,于 2016 年入侵非洲,两年内非洲 40 多个国家都监测到其入侵。由于取食的寄主植物不同,草地贪夜蛾分化出了两种亚型——R 型(rice strain,水稻型)和 C 型(corn strain,玉米型)^[7],目前两种亚型草地贪夜蛾已在非洲定殖为害。这两种亚型的草地贪夜蛾群体对寄主的趋向性和在不同寄主植物上的适应性不同^[8-10],不同亚型的草地贪夜蛾在对转基因植物的抗性表现^[11-12]、农药抗性^[13-14]、迁飞行为^[15-16]等方面也存在差异。但是这两种亚型在形态上无法区分,因此需要对两种寄主型的草地贪夜蛾开展分子鉴定,主要手段是分子标记,其中来源于线粒体的细胞色素 C 氧化酶亚基 I 基因(*CO I*)以及位于 Z 染色体上编码磷酸丙糖异构酶的基因(*Tpi*)是当前最常用的标记基因^[17-19]。目前,针对入侵我国各省份的草地贪夜蛾的遗传鉴定也主要使用 *CO I* 和 *Tpi* 分子标记^[20-24],结合这两种分子标记更能厘清草地贪夜蛾的遗传特性。

福建省为亚热带季风气候区,终年都有玉米种植,草地贪夜蛾可在该省越冬,增加了该虫的防治难

度。本研究基于 *CO I* 和 *Tpi* 两个基因片段的分子标记对福建地区(福州、厦门、漳州、莆田、泉州、南平、三明等 7 市 10 县/区)的草地贪夜蛾进行了分子鉴定,对了解该入侵物种的遗传结构以及制定有效预测预警防控策略具有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫采集

本研究的草地贪夜蛾样本来源于福建省福州闽侯洋里新见村、福州闽侯大湖村、漳州长泰陈港镇石室村、南平顺昌县水口寨村、漳州长泰陈港镇西湖村、莆田仙游洋镇梧椿村、厦门同安、南平建阳、三明永安、泉州惠安等 10 个地区(图 1)的玉米田,共计 84 份,其中幼虫为玉米田人工采集所得,成虫为玉米田性诱剂诱捕所得,具体样本信息见表 1。样品带回实验室后立即冻于液氮,备用。

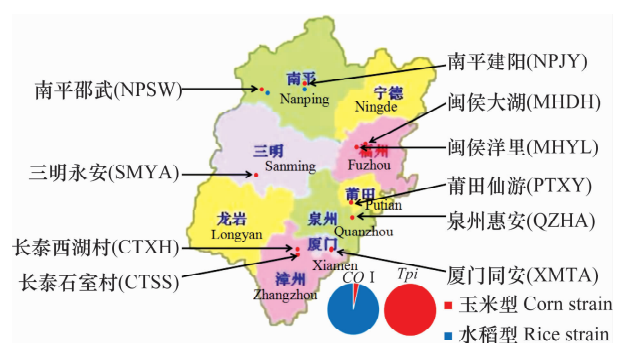


图 1 供试草地贪夜蛾样本来源分布
Fig. 1 Distribution of *Spodoptera frugiperda* samples

表 1 供试草地贪夜蛾虫源样本信息表

Table 1 Information of *Spodoptera frugiperda* samples used in this study

样品编号 Sample code	采集地点 Collection site	采集时间/年-月-日 Collection date	发育阶段 Stages	寄主 Host	数量/头 Number of samples
MHYL	福州闽侯洋里新见村	2019-06-28	幼虫	玉米	6
MHDH	福州闽侯大湖村	2019-07-14	幼虫	玉米	5
CTSS	漳州长泰陈港镇石室村	2019-07-17	成虫、幼虫	玉米	9
NPSW	南平邵武水口寨村	2019-07-25	幼虫	玉米	6
CTXH	漳州长泰陈港镇西湖村	2019-08-08	成虫、幼虫	玉米	6
PTXY	莆田仙游洋镇梧椿村	2019-08-09	成虫、幼虫	玉米	10
XMTA	厦门同安	2019-08-15	成虫	玉米	7
NPJY	南平建阳	2019-09-26	成虫、幼虫	玉米	10
SMYA	三明永安	2019-09-26	成虫	玉米	16
QZHA	泉州惠安	2019-12-26	成虫、幼虫	玉米	9
合计 Total					84

1.2 DNA 提取和 PCR 扩增

采用 CTAB 法分别提取单头幼虫或成虫的

DNA。单头虫体置于研钵中加液氮研磨成粉末,于 2 mL 离心管中抽提 DNA,经 1%琼脂糖电泳检测后

用作 PCR 扩增模板。用于 *CO I* 和 *Tpi* 分子标记的引物见表 2。应用 TaKaRa *Ex Taq* 试剂盒进行 PCR 扩增。反应体系:10×*Ex Taq* buffer 5 μL, dNTP mixture 4 μL, 上、下游引物各 1 μL, 模板 1 μL, *Ex Taq* 酶 0.25 μL, 加 ddH₂O 至 50 μL。PCR 反应程序:94℃ 预变性 3 min; 94℃ 变性 30 s,

58℃ (*CO I*) 或 49℃ (*Tpi*) 退火 30 s, 72℃ 延伸 30 s, 35 个循环; 72℃ 延伸 5 min; 12℃ 保存备用。使用 2.0% 的琼脂糖凝胶电泳检测扩增片段特异性后切胶回收, 并将 PCR 产物连接到 pMD™ 19-T 载体上。每个样品各挑取 4 个克隆由生工生物工程(上海)股份有限公司完成测序。

表 2 扩增 *CO I* 和 *Tpi* 基因片段所用引物信息
Table 2 Primers used for amplification of *CO I* and *Tpi* gene fragments

基因 Gene	引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence	长度/bp Length	参考文献 Reference
<i>CO I</i>	JM-76	GAGCTGAATTAGG(G/A)ACTCCAGG	569	[25]
	JM-77	ATCACCTCC(A/T)CCTGCAGGATC		
<i>Tpi</i>	<i>Tpi</i> -F	GGTGAAATCTCCCCTGCTATG	406	[20]
	<i>Tpi</i> -R	AATTTTATTACCTGCTGTGG		

1.3 序列分析

序列测定由生工生物工程(上海)股份有限公司完成, 并利用 SeqMan 和 BioEdit 软件对正反向测序序列进行人工拼接及峰图校正获得的准确的 *CO I* 和 *Tpi* 基因片段序列。针对已报道的基于 *CO I* 和 *Tpi* 基因序列的水稻型和玉米型单倍型特点, 参考从 GenBank 数据库发布的草地贪夜蛾 *CO I* 和 *Tpi* 基因序列分别进行差异位点分析, 进而确定本研究

(HM136586)的序列一致外, 其他包括这两个地区在内的 81 份样品的序列与已报道的草地贪夜蛾水稻型(HM136593)序列一致, 但本研究所采集样本的寄主均为玉米, 说明由 *CO I* 标记鉴定得到的寄主型与样品来源的寄主型并不一致, 但能够鉴定出与其他物种的区别。而 *Tpi* 基因序列的比对分析结果显示, 10 个地区的样本序列均与已报道的玉米型序列特征相符合(图 3), 但部分样本第 174 和 175 碱基为“AT”或“GA”, 即存在 174 和 175 碱基处为“AT”或“GA”两种基因型。本研究检测的 84 份样品中 53 份样本只存在“AT”位点, 11 份样本只存在“GA”位点, 其他 20 份样本的 4 个 TA 克隆子至少存在一条为“AT”位点(其他几条为“GA”位点)或“GA”位点(其他几条为“AT”位点), 总体来说基于 *Tpi* 基因的序列分析显示所有样品均为玉米型, 与其寄主型相符。

2 结果与分析

对所采集的福建省 10 个县(区)的 84 份样品利用标记 *CO I* 基因进行序列比对, 分析其寄主型, 结果(图 2)显示, 除南平邵武(NPSW)的 2 个样本(NPSW-2 和 NPSW-7)和南平建阳(NPJY-6)的 1 个样本的序列与已报道的草地贪夜蛾玉米型

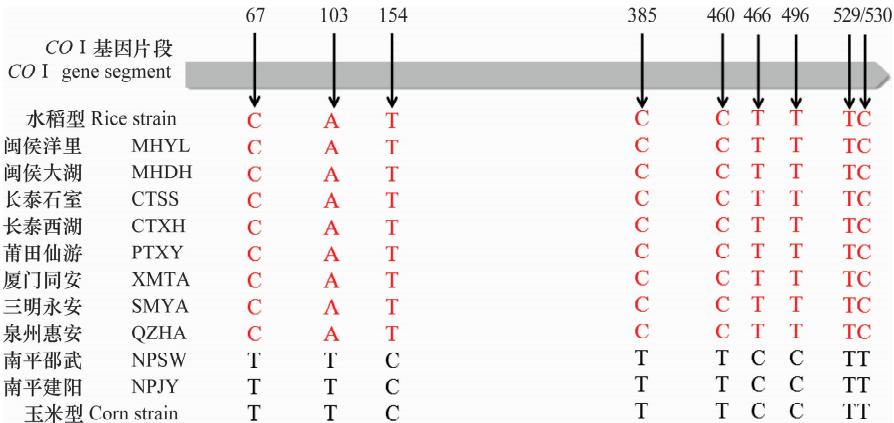


图 2 草地贪夜蛾玉米型和水稻型 *CO I* 基因片段多态性位点比较

Fig. 2 Comparison of polymorphic sites of *Spodoptera frugiperda* *CO I* gene fragments between corn strain and rice strain

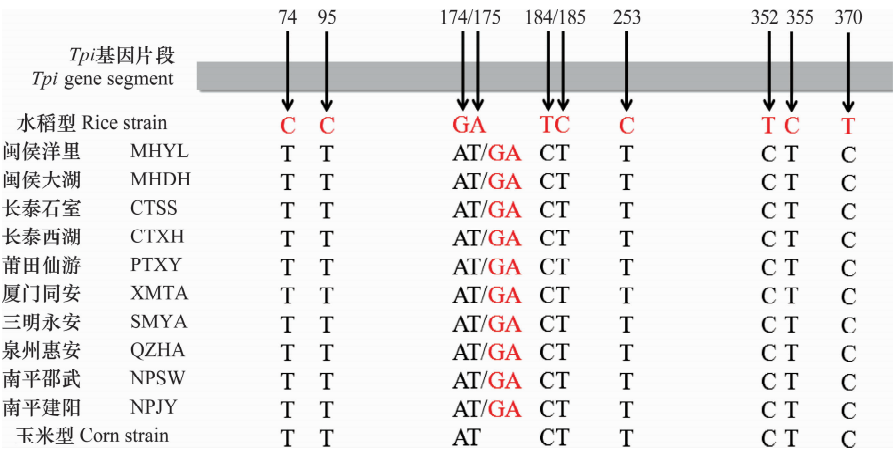


图3 草地贪夜蛾玉米型和水稻型 *Tpi* 基因片段多态性位点比较

Fig. 3 Comparison of polymorphic sites of *Spodoptera frugiperda* *Tpi* gene fragments between corn strain and rice strain

3 结论与讨论

自2019年1月草地贪夜蛾入侵我国至今已一年,据农业农村部 and 各地植保人员的观察统计,草地贪夜蛾主要对我国玉米生产造成严重的经济损失,但也在其他农产品植物上偶有发现,如:甘蔗^[26]、花生^[5]、甘蓝^[27]等,草地贪夜蛾在我国的定殖与扩散正值关键期,对其生态学、生物学、生理学特点及其在其他潜在寄主植物上的为害特点的研究对其防治尤其重要。

本研究通过CO I和*Tpi*基因分子标记对采自福建地区10县(区)的84份草地贪夜蛾样品的单倍型进行了分析,结果显示,基于CO I的鉴定结果,3.57%的样本为玉米型,96.43%的样本为水稻型;而基于*Tpi*的鉴定结果显示所有样本均为玉米型。本文的研究结果与张磊等^[21]的中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析结果(基于线粒体CO I基因96%以上为水稻型,玉米型所占比例不到4%,基于*Tpi*基因分析结果表明所有样品为玉米型)是一致的;与徐丽娜等^[22]的入侵安徽省草地贪夜蛾的遗传分析结果(基于CO I基因安徽省草地贪夜蛾样本86.23%是水稻型,13.77%是玉米型,基于*Tpi*基因所有样品为玉米型)也基本一致;Nagoshi等^[28]2018年对采自非洲的样本的检测结果也是如此。导致两种分子标记的鉴定结果不一致的原因可能是ZW型性别决定机制的草地贪夜蛾的CO I是线粒体基因,为母系遗传,但*Tpi*基因位于Z染色体,且两种亚型的草地贪夜蛾之间并不存在绝对的生殖隔

离^[29]。该结果也说明了入侵福建地区的草地贪夜蛾也许存在不同路径,即侵入南平地区的草地贪夜蛾和福建其他几个地区的草地贪夜蛾入侵路径不同,这与前人关于草地贪夜蛾入侵我国可能存在不同路径^[30-31]的研究结果是一致的。

草地贪夜蛾作为联合国粮农组织(FAO)全球预警的迁飞害虫,近年来被广泛研究。由于玉米型与水稻型之间不存在绝对的生殖隔离,田间交叉杂交导致了草地贪夜蛾的遗传复杂性,Nagoshi等^[32-33]的研究表明,西半球的草地贪夜蛾根据CO I单倍型频率的不同玉米型草地贪夜蛾又可细分为“FL型”和“TX型”,根据*Tpi*单倍型位点的不同玉米型草地贪夜蛾可细分为“*Tpi*-Ca1型”(MG603702)、“*Tpi*-Ca2型”(MG603703)和“*Tpi*-CaH型”^[28]。单一种群的长期近交容易造成遗传衰退,而草地贪夜蛾拥有极强的迁飞能力,这可能也是导致其遗传复杂性的外在原因之一。目前国内的许多研究表明侵入我国的草地贪夜蛾主要为杂交型^[20-23],理论上可能存在杂交优势,但草地贪夜蛾入侵我国仅一年,本地种还未完全形成,现阶段依然是防治草地贪夜蛾的关键时期。

本研究综合CO I和*Tpi*两个分子标记的检测结果表明,入侵福建地区的草地贪夜蛾94%以上是水稻型母本与玉米型父本杂交后代演化而来的杂合玉米型草地贪夜蛾。由于水稻型与玉米型草地贪夜蛾的抗药性^[13-14]、迁飞性^[15-16]、寄主趋向及适应性不同^[1,8-9],水稻型和玉米型又不存在绝对的生殖隔离,故理论上存在进化出水稻型的可能。福建省为

亚热带季风气候区,玉米、水稻、甘蔗等作物终年均有种植,是草地贪夜蛾天然适宜的定殖与越冬地,所以对草地贪夜蛾的发生与迁飞动态需要更多的关注。本研究对草地贪夜蛾展开分子鉴定有助于分析其来源、了解其遗传特性、发生动态等,同时为当前我国处于起步阶段的草地贪夜蛾群体遗传研究积累理论数据,为指导防控提供科学信息。

参考文献

- [1] HARRISON R D, THIERFELDER C, BAUDRON F, et al. Agro-ecological options for fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith) management: Providing low-cost, small-holder friendly solutions to an invasive pest [J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 243: 318–330.
- [2] 姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 等. 2019 年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测[J]. *植物保护*, 2019, 45(6): 10–19.
- [3] 秦誉嘉, 杨冬才, 康德琳, 等. 草地贪夜蛾对我国玉米产业的潜在经济损失评估[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 69–73.
- [4] 任学祥, 胡本进, 苏贤岩, 等. 安徽发现草地贪夜蛾区别为害玉米/麦豆轮作田小麦[J]. *植物保护*, 2020, 46(2): 287–288.
- [5] 何莉梅, 赵胜园, 吴孔明. 草地贪夜蛾取食为害花生的研究[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 28–33.
- [6] RWOMUSHANA I, BATEMSN M, BEALE T, et al. Fall armyworm: Impacts and implications for Africa [J]. *Wallingford: CAB International*, 2018: 1–53.
- [7] JACOBS A, VUUREN A V, RONG I H. Characterisation of the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) from South Africa [J]. *African Entomology*, 2018, 26(1): 45–49.
- [8] 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.
- [9] PASHLEY D P. Quantitative genetics, development, and physiological adaptation in host strains of fall armyworm [J]. *Evolution*, 1988, 42(1): 93–102.
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] 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(1): e10877. DOI: 10.1038/s41598-017-09866-y.
- [13] 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. DOI:1371/journal.pone.0062268.
- [14] 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.
- [15] MITCHELL E R, MCNEAL 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.
- [16] WESTBROOK J K, NAGOSHI R N, MEAGHER R L, et al. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths [J]. *International Journal of Biometeorology*, 2015, 60(2): 255–267.
- [17] JUAREZ M L, MURUA M G, GARCIA 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.
- [18] 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. DOI:10.1371/journal.pone.0181982.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 张磊, 柳贝, 姜玉英, 等. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析[J]. *植物保护*, 2019, 45(4): 20–27.
- [22] 徐丽娜, 胡本进, 苏贤岩, 等. 入侵安徽省草地贪夜蛾的遗传分析[J]. *植物保护*, 2019, 45(5): 47–53.
- [23] 王佳丽, 韦加奇, 孙志秀, 等. 入侵我国中南省草地贪夜蛾的单倍体型和群体遗传结构分析[J]. *华南农业大学学报*, 2020, 41(1): 9–16.
- [24] 陈冬平, 陈志廷, 徐汉虹, 等. 应用不同分子标记鉴别入侵广州草地贪夜蛾的寄主型[J]. *华南农业大学学报*, 2020, 41(1): 17–21.
- [25] LEVY H C, GARCIA-MARUNIAK A, MARUNIAK J E. Strain identification of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) insects and cell line: PCR-RFLP of cytochrome oxidase C subunit I gene [J]. *Florida Entomologist*, 2002, 85(1): 186–190.
- [26] 孙东磊, 文明富, 李继虎, 等. 广东蔗区草地贪夜蛾为害调查初报[J]. *环境昆虫学报*, 2019, 41(6): 1155–1162.
- [27] 刘银泉, 王雪倩, 钟宇巍. 草地贪夜蛾在浙江为害甘蓝[J]. *植物保护*, 2019, 45(6): 90–91.

定开春田间的发生量,明确越冬代虫源的种群数量和生物学特性非常重要。本文报道了 2016 年 3 月在四川犍为县稻显纹纵卷叶螟越冬虫源的调查结果,结合当地的气象资料,对越冬虫源特性进行了研究。从 2015 年 10 月到 2016 年 3 月期间是稻显纹纵卷叶螟的越冬时间,2015 年 10 月份平均最高气温 23.6℃,平均最低气温为 16.6℃;11 月平均最高气温为 17.2℃,平均最低气温为 12.6℃。10 月和 11 月气温降低可能刺激稻显纹纵卷叶螟进入越冬状态。2016 年 1 月份出现降雪,最低气温达到-2℃,说明稻显纹纵卷叶螟田间可以耐受 0℃以下低温,至少在-2℃的气温下可以越冬。2015 年 10 月到 2016 年 3 月期间 0℃以下天数较少,也为稻显纹纵卷叶螟的越冬提供了有利条件。从 2015 年 10 月到 2016 年 3 月期间大约有 1/3 时间均有降水,说明稻显纹纵卷叶螟在越冬期间可以耐受一定的降水环境。寄生蜂也能通过寄生稻显纹纵卷叶螟越冬。

本文调查时间选择在冬后 3 月份,调查期间发现大部分稻显纹纵卷叶螟已经化蛹,仍有少量幼虫。冬后蛹的重量较轻。鉴于犍为县当地 3 月和 4 月的历史气温状态,我们分析了温度对稻显纹纵卷叶螟冬后种群的影响,发现在 20~24℃条件下稻显纹纵卷叶螟羽化率、产卵量及成虫寿命无显著差异。研究表明四川省犍为县稻显纹纵卷叶螟可以在残留稻桩上越冬,冬后虫源数量将会影响田间第 1 代种群数量。本文对做好稻显纹纵卷叶螟的预测预报和防控具有重要意义。

(上接 193 页)

[28] NAGOSHI R N, GOERGE 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/OL]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 3710. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21954-1>.

[29] 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.

[30] LI Xijie, WU Mingfei, MA Jian, et al. Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern china using a trajectory analytical approach [J]. Pest Management Science, 2020, 76(2): 454 - 463.

参考文献

[1] CHEN Mao, SHELTON A, YE Gongyin. Insect-resistant genetically modified rice in China: from research to commercialization [J]. Annual Review of Entomology, 2011, 56: 81 - 101.

[2] ZHANG Qifa. Strategies for developing green super rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(42): 16402 - 16409.

[3] DE JONG P D. Effect of folding and feeding by *Cnaphalocrocis medinalis* on photosynthesis and transpiration of rice leaves [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1992, 63: 101 - 102.

[4] 程家安. 水稻害虫[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996.

[5] BARRION A T, LITSINGER J A, MEDINA E B, et al. The rice *Cnaphalocrocis* and *Marasmia* (Lepidoptera: Pyralidae) leafroller complex in the Philippines: taxonomy, bionomics, and control [J]. Philippine Entomologist, 1991, 8: 987 - 1074.

[6] 杨亚军, 徐红星, 郑许松, 等. 中国水稻纵卷叶螟防控技术进展[J]. 植物保护学报, 2015, 42(5): 691 - 701.

[7] HINCKLEYA D. The rice leafroller, *Susumia exigua* (Butler), in Fiji [J]. Journal of Economic Entomology, 1963, 56(1): 112 - 113.

[8] ARIDA G S, SHEPARD B M. Seasonal abundance of rice leaf-foller complex in Laguana province, Philippines [J]. Journal of Agricultural Entomology, 1986, 3: 382 - 383.

[9] CHATTERJEE P B. Rice leafroller infestation in West Bengal [J]. International Rice Research Newsletter, 1987, 10: 9.

[10] KHAN Z R, BARRION A T, LITSINGER J A, et al. A bibliography of rice leafroller (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Insect Science and its Application, 1988, 9(2): 129 - 174.

[11] 潘学贤, 汪远宏. 稻显纹纵卷叶螟的发生规律研究[J]. 昆虫知识, 1984(3): 106 - 110.

[12] 浙江农业大学. 农业昆虫学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982.

(责任编辑: 杨明丽)

[31] 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.

[32] 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.

[33] 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.

(责任编辑: 王 音)