环境昆虫学报 2020，42（1）：42－51
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2020. 01. 6

魏向敏，崔勇，叶国浚，朱克森，相辉. 草地贪夜蛾寄主适应性、种群动态特征及防控新思路展望［J］. 环境昆虫学报，2020，42（1）：42－51.

草地贪夜蛾寄主适应性、种群动态特征及防控新思路展望

魏向敏*，崔　勇*，叶国浚，朱克森，相　辉**
（华南师范大学生命科学学院，昆虫科学与技术研究所，广东省昆虫发育生物学与应用技术重点实验室，广州市昆虫发育与应用技术重点实验室，广州 510631）

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，自 2019 年 1 月份入侵中国以来，迅速席卷国内多个省市，对我国的粮食生产系统造成巨大的压力。广东省丰富的作物资源和适宜的气候条件等，使其可能成为草地贪夜蛾入侵后种群恢复繁衍的大后方。因此，广东省草地贪夜蛾防控更为艰巨。草地贪夜蛾入侵我省乃至我国，将出现新的特征，使得草地贪夜蛾的防控局势变得复杂。本综述系统调研了草地贪夜蛾国内外的研究现状，包括在原产地及我国的寄主适应性、种群动态和防控措施等方面，并在现今组学及新技术高度发展的新形势下，对草地贪夜蛾入侵机制研究方法提出了一些展望，以期对草地贪夜蛾的有效防控提供参考依据。

关键词： 草地贪夜蛾；寄主适应性；防控；种群动态
中图分类号： Q968. 1；S433. 4　　**文献标识码：** A　　**文章编号：** 1674－0858（2020）01－0042－10

On the host adaptability, population dynamics of *Spodoptera frugiperda*: Advances and prospect in efficient control

WEI Xiang-Min*, CUI Yong*, YE Guo-Jun, ZHU Ke-Sen, XIANG Hui** (Guangdong Provincial Key Laboratory of Insect Developmental Biology and Applied Technology, Guangzhou Key Laboratory of Insect Development Regulation and Application Research, Institute of Insect Science and Technology, School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: *Spodoptera frugiperda* is an important invasive pest native to the tropical and subtropical regions of the Americas. Since its invasion into China in January 2019, it has swept across many provinces and cities in China, putting great pressure on China's food production system. Guangdong Province has abundant crop resources and suitable climatic conditions, which makes it a potential ideal habitat for the restoration and reproduction of the *S. frugiperda* populations. Therefore, the prevention and control of *S. frugiperda* in Guangdong Province is more urgent. The invasion of the *S. frugiperda* into our province and even our country, will appear new characteristics, making the situation of prevention and control of the moth becomes complicated. This review systematically investigated the intra-and inter-national research advances on *S. frugiperda*, including the host adaptability, population dynamics and control approaches. Finally, considering the rapid development of omics technology nowadays, we put forward some prospects

基金项目：广东省自然科学基金（2019A1515011012）
作者简介：魏向敏，硕士研究生，主要研究方向为昆虫功能基因组学，E－mail：sunflower138@foxmail. com；
* 共同第一作者简介：崔勇，博士研究生，主要研究方向为鳞翅目昆虫比较基因组学，E－mail：cuiyongcy@foxmail. com
** 通讯作者 Author for correspondence：相辉，教授，主要研究方向为昆虫进化基因组学，E－mail：xiang_ shine@foxmail. com
收稿日期 Received：2019－10－26；接受日期 Accepted：2019－12－09

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

on the invasion mechanism of *S. frugiperda*, which we expect to provide reference for the effective control of the invasive pest in China.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; host adaptability; control; population dynamics

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae，是联合国粮农组织全球预警的跨国界迁飞性重大害虫，具有适生区域广、迁飞能力强、繁殖倍数高、暴食危害重、防控难度大等特点，自 2019 年 1 月份入侵我国云南以来，迅速席卷国内多个省市，对我国的粮食生产系统造成巨大的压力。截至 8 月中旬，草地贪夜蛾在我国 24 个省份的 1 366 个县（市、区）发生，目前的全国发生面积为 1 431 万亩。9 月中旬，广东省首次监测到草地贪夜蛾在自然条件下危害双子叶植物花生作物，发生密度约每平方米 2 ~3 头。广东省食料作物充足，气候、环境适宜草地贪夜蛾越冬繁殖，可能成为草地贪夜蛾入侵后种群恢复繁衍的大后方，成为次年我国北方地区夏玉米危害的潜在虫源基地，因此，广东省草地贪夜蛾防控更为艰巨，需要做好长期防控的长远策略；同时广东省对草地贪夜蛾的有效防控，将对牵制次年我国北方粮仓农作物的虫害威胁发挥重要的桥头堡作用（吴秋琳等，2019）。草地贪夜蛾入侵我省乃至我国，将出现一系列新的特征，一方面是由于摆脱了原产地自然天敌的遏制，另一方面则有可能在上述不断的长距离迁徙过程中，已经经历了一系列当地防控措施的筛选，进而变得具有更高的适合度（Carvalho *et al.*，2013），且必然将与同属近缘土著种——另一种在我国本土长期存在、危害性同样严重的广食性害虫——斜纹夜蛾，产生一定的生态位重叠，因此，草地贪夜蛾的防控局势变得复杂。传统的、单一的、静态的防控策略已不能满足需求。从入侵基因组学新兴角度深入地解析草地贪夜蛾产生、传播和进化的分子机制，发掘个性化分子靶标，开发高效、绿色、精准的生物农药，设计最佳预防与管理策略，将有望突破传统模式，实现草地贪夜蛾的有效预警和防控治理。本综述系统调研了草地贪夜蛾国内外的研究现状，包括在原产地及我国的寄主适应性、种群动态和防控措施等方面，并在现今组学及新技术高度发展的新形势下，对草地贪夜蛾入侵机制研究方法提出了一些展望，以期对草地贪夜蛾的有效防控提供参考依据。

1　国内外研究现状

草地贪夜蛾属广食性害虫，偏爱禾本科作物。在原产地，该虫分为玉米型和水稻型两种品系。玉米型品系主要取食玉米、高粱等；水稻型主要取食水稻和各种牧草（Juarez *et al.*，2012；Unbehend *et al.*，2014）。此外，两个品系在生理特性、交配行为、杀虫剂抗性等方面都有所差异（Adamczyk *et al.*，1997；Tavares *et al.*，2010；Pavinato *et al.*，2013），玉米型品系还被鉴定出不同的单倍体型（Nagoshi *et al.*，2007；Nagoshi *et al.*，2015）。草地贪夜蛾一直是美洲的重要农作物害虫，2016 年扩张至非洲，随后在撒哈拉以南的 44 个国家快速蔓延。由于其近缘种——另一类广食性重要农业害虫斜纹夜蛾并未在这些地区有明显分布，因此在国外，关于草地贪夜蛾为害特性及机制的研究，主要在于比较两个品系，以及不同品系单倍型或不同居群的生物学特性，主要包括寄主适应性（Gouin *et al.*，2017；Silva-Brandao *et al.*，2017；Mone *et al.*，2018）、农药抗性（BeRNArdi *et al.*，2015；do Nascimento *et al.*，2016；Souza *et al.*，2018；Muraro *et al.*，2019）、原产地及后续入侵地区种群动态研究等方面（Westbrook *et al.*，2015；Arias *et al.*，2019）。

1.1　原产地地区研究现状

1.1.1　杀虫剂抗性

在原产地美洲，化学农药的过度使用导致草地贪夜蛾对某些类型的农药如氨基甲酸酯、拟除虫菊酯、有机磷酸酯类，产生了抗性（Yu and McCord，2007）。美洲国家普遍使用苏云金杆菌（Bt）毒素（Cry）转基因作物如玉米抵御害虫，然而草地贪夜蛾已较为广泛的进化出苏云金杆菌毒素抗性，对美洲 Bt 玉米为害严重（Omoto *et al.*，2016；Camargo *et al.*，2017），并在后续入侵的非洲地区，Bt 抗性也一定范围内存在（Botha *et al.*，2019）。化学农药的使用又呈现增加趋势（Blanco *et al.*，2016），由此引发的杀虫剂抗性在草地贪夜蛾原产地及近期入侵地非洲也越来越多的被报道（Gutierrez-Moreno *et al.*，2019）。因此，

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

农药的有效使用，新型农药的开发及使用策略、防控策略等等，依然是这些国家和地区迫切需要探索和解决的问题（Kahn *et al.*，2018；Boaventura *et al.*，2019）。一项研究试图从遗传学角度分析不同地域草地贪夜蛾种群的 Cry 抗性位点，发现美国南部佛罗里达地区和波多黎各岛屿草贪夜蛾 Cry1 抗性位点特征有所不同，前者可能是单基因控制而后者则可能为多效基因（Camargo *et al.*，2017），Cry2 抗性位点则可能为隐性或准隐性单基因控制（Acharya *et al.*，2017）。这些研究，都主要在遗传学层面展开，而真正的基因位点仍不清楚。同时也暗示，抗性的分子机制是多样而复杂的，仍需要全基因组水平的深度剖析。一些研究从分子和基因层面初步探究了抗性位点的遗产机制，例如 Eanerjee 等人发现 Cry1 的抗性可能与其受体 ABC 家族的突变有关（Banerjee *et al.*，2017）。另有研究发现兰尼碱受体靶位点的突变、肠道 P450 解毒酶可能导致草地贪夜蛾对抗酰胺类杀虫剂的抗性（Nascimento *et al.*，2015b；Boaventura *et al.*，2019）。总体而言，目前关于草地贪夜蛾抗性遗传机制的研究仍然非常初步，抗性位点的鉴定很少，相对零碎。迫切需要更为系统的揭示，以应对草地贪夜蛾广泛的抗性问题。

1.1.2 寄主适应性

寄主适应性是所有昆虫生存、繁殖以及进化的重要基础，包括食性和繁殖适应性，涉及到化学感受和肠道消化吸收解毒两个主要方面。寄主适应性机制的深入研究，为害虫防治和开发新的抗虫作物提供参考依据。草地贪夜蛾寄主适应性的独特之处在于，尽管为广食性害虫，但该物种早在大约 200 万年前就已经分化出玉米型和水稻型两种寄主适应型品系（Kergoat *et al.*，2012）。这种品系的分化，可能是早期草地贪夜蛾拓展寄主范围进而适应性分化的结果（Pashley，1988），暗示草地贪夜蛾的寄主适应、辐射进化的潜力较大。玉米型似乎比水稻型具有更强的寄主适应性（Pashley，1988）。关于草地贪夜蛾寄主适应性机制的研究还很少，研究主要从表型、生理生化方面开展（Pashley，1988；Canas-Hoyos *et al.*，2016）。近年来基因组学的发展，才使得人们对草地贪夜蛾的寄主适应性有了更较深入的了解，并提供了新的思路和视角（Nascimento *et al.*，2015a；Gouin *et al.*，2017；Palmer *et al.*，2019）。例如，通过比较不同品系对不同寄主诱导下的转录组，研究发现解毒酶成员在寄主诱导下的表达可塑性可能促成其高度的寄主适应性和抗性（Silva-Brandao *et al.*，2017）。此外通过小 RNA 转录组学比较，还发现了一批与草地贪夜蛾食物响应的小 RNA（Nascimento *et al.*，2015b）。Gouin 等人通过测定和比较草地贪夜蛾水稻型和玉米型品系的基因组，并通过与专食性昆虫的比较基因组学研究，发现化学感受和解毒相关的两类基因，不仅在杂食性昆虫中显著扩张，而且在草地贪夜蛾两种寄主型品系中，也是受到正选择且呈现显著的拷贝数变异（Gouin *et al.*，2017）。该研究是首次从基因组水平上，揭示了杂食性以及草地贪夜蛾两种品系间的遗传分化机制，也为后续研究种群迁徙动态、遗传特征分化、以及绿色防治分子靶点的选择提供了一个启示。

昆虫神经调控、行为、食物类型和营养吸收还受共生肠道菌的影响（Chaston *et al.*，2016；Schretter *et al.*，2018）。目前，尽管关于草地贪夜蛾和斜纹夜蛾肠道微生物的研究还很初步，但研究者们已经开始关注从肠道微生物角度理解寄主适应性和抗性。研究发现，草地贪夜蛾的消化道微生物对待偏好性寄主玉米和非常用寄主番茄的刺激作用是显著不同的，这种差异同样会影响草地贪夜蛾在两种寄主上的生长情况，这一结果强烈提示消化道微生物对于草地贪夜蛾寄主适应性的影响显著（Acevedo *et al.*，2017）。

目前关于草地贪夜蛾的寄主适应性机制研究得仍非常初步，缺乏深入到遗传机理方面的研究，亟待深入、系统地比较分析。

1.1.3 原产地美洲以及热带入侵地区非洲的种群动态特征

对种群动态特征及机制的理解，包括种群间基因交流、动态结构、自然选择信号等的发掘，可以为草地贪夜蛾抗性位点的扩散情况、寄主适应性的拓展情况提供重要证据，为进一步的害虫防治及管理策略的提出提供参考依据。在原产地及早期入侵地区种群动态特征研究的结果，可为我国草地贪夜蛾动态规律的把握提供参考依据。由于草地贪夜蛾的长距离迁飞特性，显著受到气候、天气尤其是风向以及局部生态环境、人为因素包括当地害虫管理等多种因素的综合影响（Arias *et al.*，2019），种群动态特征是复杂的。在原产地美洲地区，由于北美洲的一些高纬度地区如美国东海岸地区冬季气候寒冷而使得草地贪夜

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

蛾需要每年定期迁飞至南部地区如佛罗里达、德克萨斯等地。此外，一些生境特殊的岛屿，如西印度洋的波多黎各地区，岛屿种群动态具有特殊性，突变位点容易快速固定。该岛屿上曾经出现的对 Bt 玉米的自发抗性突变位点，而引发人们关注该地区与美洲大陆的基因交流情况（Storer *et al.*，2010）。南美内陆地区如巴西及巴拉圭地区，其种群特征相对于中美及北美地区在气候特点上有所差异，这些地区的草地贪夜蛾与中美洲岛屿地区的种群多态性异同，也为草地贪夜蛾入侵拓殖机制提供线索。非洲地区是草地贪夜蛾的近期入侵地，该地区草地贪夜蛾的种群特征遗传多样性分布情况的研究，与原产地的异同比较，不仅为入侵机制的研究提供线索，也为快速布局监控和防治草地贪夜蛾提供指导意见。

目前，种群动态的研究主要是借助线粒体和少数基因分子标记进行（Nagoshi *et al.*，2018；Arias *et al.*，2019）。研究发现尽管早在大约 200 万年前草地贪夜蛾的玉米型及水稻型两种品系就已经发生分化（Kergoat *et al.*，2012），但它们在野外存在一定程度的杂交，其生物学特性仍不清楚，倾向于发生在玉米寄主的生境（Nagoshi *et al.*，2010）。通过分子标记鉴定，发现玉米型品系进一步可分为不同的单倍型。有的研究将其分为 FL 和 TX 型（Nagoshi *et al.*，2015），并发现前者广泛存在于美洲大陆，而后者则主要存在于佛罗里达、加勒比海以及从佛罗里达每年迁飞到美国东海岸的居群（Banerjee *et al.*，2017）。更细致的研究还将玉米型品系分为 4 种单倍型（CS-h1，CS-h2，CS-h3，CS-h4）（Nagoshi *et al.*，2007），并研究发现 CS-h4 在北美洲地区如美国佛罗里达分布（Nagoshi *et al.*，2007），而 CS-h1 以及 CS-h2 在主要在南美内陆如巴西、巴拉圭等地区分布（Arias *et al.*，2019）。波多黎各岛屿种群遗传特征与佛罗里达地区相似，与更西部的德克萨斯和南美洲地区差异较大（Nagoshi *et al.*，2010）。这一结果说明，在较大的区域范围内，如南美洲内陆地区与北美、中美地区，草地贪夜蛾之间的基因交流有所局限。然而在区域内部，频繁的混杂、基因交流广泛存在，可能对草地贪夜蛾当地居群的整体抗性水平（如杀虫剂半致死计量）没有显著的影响，但会改变抗性位点的多样性及频率，因此当地区域既定的害虫防治措施需要根据情况做及时的调整（Arias *et al.*，2019）。在入侵地非洲地区，种群结构和特征可能与原生地有所不同。研究发现非洲入侵种群对 Bt 毒素 Cry2 非常敏感，对 Cry1 敏感性低，表明入侵地种群可能携带了 Cry1 抗性位点（Botha *et al.*，2019）。此外，利用 2 个核基因分子标记，研究发现非洲地区北部的草地贪夜蛾种群为玉米型品系，呈现单一来源，即来自美国佛罗里达洲及加勒比海地区。不同地区在遗传频率上有一定的分化，提示非洲内部存在种群迁徙和一定程度的遗传分化（Nagoshi *et al.*，2018）。

上述原产地及前期入侵地草地贪夜蛾的生物学特性、种群分布特征为研究我国草地贪夜蛾入侵机制提供了参考依据和线索。然而，由于上述研究基本都着眼于少数遗传位点以及基因，抗性、寄主适应性等与入侵、爆发密切相关的遗传与分子机制仍不清楚；种群动态研究也仅仅基于少数分子标记，尚不能全面、客观地揭示种群迁徙特征，尤其对于重要特征性状位点随种群迁徙的动态变异格局，仍几乎一无所知。

1.2　我国草地贪夜蛾入侵的新特征及防控研究现状

目前，草地贪夜蛾在我国主要是玉米型品系（Jing *et al.*，2019；张磊等，2019），在广东省发现水稻型品系（Liu *et al.*，2019），提示后续两种品系草地贪夜蛾都在广东省有发生。相对于原产地，我国在气候、农作物耕方式以及本地土著种资源情况有明显差异，草地贪夜蛾入侵我国后会产生一些新的特征。与美国相比，南亚东南亚季风气候利于草地贪夜蛾迅速传播；与美国的规模化农场式经营不同，我国农业耕作模式属于小农式经济，农耕田地破碎化，这一方面不利于有效规划防控措施（马千里等，2019），也有可能导致草地贪夜蛾在入侵适应过程中拓展寄主范围而造成更大范围的为害；对本地作物及昆虫的生态平衡更具潜在威胁。尤其是如前所述，草地贪夜蛾入侵我国最明显和需要关注的特征是与重要的我国土著的同属近缘种——斜纹夜蛾生态位重叠，有基因渗入的潜在生态安全威胁。尽管两种害虫均为广食性，但草地贪夜蛾偏爱禾本科类（Montezano *et al.*，2013）。当禾本科植物不能满足该虫的取食需要，该虫会对花生、豆类、蔬菜等栽培作物产生为害。本地种斜纹夜蛾则主要为害双子叶植物。除了食性分歧以外，草地贪夜蛾与斜纹夜蛾在繁殖行为及特性上也存在一定的差异。草地贪夜蛾交配频率与产卵次数比斜纹夜蛾频繁，

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

同时草地贪夜蛾幼虫具有较强的转移危害植株习性，可以加重对作物的危害（赵胜园等，2019）。对本地近缘种与入侵种生物习性上的差异及其可能的遗传机制进行探讨，将有望为草地贪夜蛾的入侵和爆发提供新的解读。

自 2019 年 1 月草地贪夜蛾入侵我国后，我国科研人员正努力将这种破坏性害虫的为害降到最低并加以控制，包括建立一系列监测方法（Wang *et al.*，2019）、有效的物种及品系奠定方法（Jing *et al.*，2019）、使用陷阱和杀虫剂（Zhao *et al.*，2019），以及寻找本土天敌（Silver，2019）等进行防控。目前，喷施化学农药是控制其为害的主要措施（赵胜园等，2019）。但由于其常在叶片背面或者心叶取食，且可钻蛀到植株和果内，造成药剂防治效率下降。更为严重的是，由于农药的长期使用，导致草地贪夜蛾产生了抗药性，这对我国绿色防控该虫提出了考验（赵胜园等，2019）。当前，我国有许多学者在进行利用天敌昆虫防治草地贪夜蛾的研究。草地贪夜蛾有着丰富的寄生性天敌昆虫资源和捕食性天敌昆虫资源，陈万斌等较详细地搜集和整理了部分草地贪夜蛾的寄生天敌和捕食天敌（陈万斌等，2019），此外，我国利用益蝽 *Picromerus lewisi*、东亚小花蝽 *Orus sauteri*、七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 等捕食性天敌（代晓彦等，2019；孔琳等，2019；王燕等，2019；赵英杰等，2019）和短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum*、螟甲腹茧蜂 *Chelonus munakatae* Munakata、斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis*、斯氏侧沟茧蜂 *Microplitis similis*、夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus*、螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 等寄生性天敌（陈壮美等，2019；李芬等，2019；李志刚等，2019；尚丹等，2019；朱凯辉等，2019）来进行草地贪夜蛾防治研究已有相关报道。另外，利用病毒、细菌、线虫等病原微生物的以菌治虫方法也对草地贪夜蛾防控取得了较好的效果，如多核多角体病毒 *Spodoptera frugiperda multiple nucleo polyhedro virus*（SfMNPV）和球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 等（常亚军等，2019）。

从目前来看，我国草地贪夜蛾研究主要集中在草地贪夜蛾的生物学特性、发生规律、为害特点和防控方法上，也有学者着力于从分子、基因角度探讨入侵机制。例如，刘莹等首次从基因组水平鉴定了草地贪夜蛾化学感受相关基因（刘莹等，2019），梅洋等首次从基因组水平鉴定了草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族（梅洋等，2019），作者所在课题组对两种夜蛾科害虫——草地贪夜蛾和斜纹夜蛾的嗅觉、味觉相关基因进行了系统的鉴定及系统发育分析，并对部分嗅觉结合蛋白进行了选择信号与氨基酸差异位点分析（黄钧鸿等，2019）。进一步研究这些基因的生理功能及其结构，选择合适的基因和位点开发以该基因为靶标的昆虫行为干扰因子，可用于控制害虫行为或干扰其正常生理活动，实现草地贪夜蛾的绿色防控。

2 从基因组学角度理解草地贪夜蛾入侵爆发机制及对我国草地贪夜蛾防治新思路的启发

2.1 开展草地贪夜蛾与斜纹夜蛾的比较基因组学以及比较种群遗传学分析

有高质量参考基因组的前提下，进行代表性地区居群的草地贪夜蛾和斜纹夜蛾个体基因组比较分析，有望全面、客观和精准地了解草地贪夜蛾入侵爆发的规律，以及其潜在的入侵特性和进化机制。如前所述，草地贪夜蛾入侵我国后，将与本地近缘种斜纹夜蛾产生一定的生态位重叠，具有潜在的基因渗入的危险，这也是草地贪夜蛾入侵我国的一个重要新特征。因此，后续首先需要着力开展草地贪夜蛾与本地近缘种斜纹夜蛾的比较基因组学以及比较种群遗传学分析，深入剖析这两个近缘种在基因组水平上的差异和共性，为理解草地贪夜蛾入侵爆发成灾的原因提供重要线索。且随着基于三代测序技术的新版基因组公布，参考基因组质量得到有效提升，基因收缩、扩张分析更为精准，将有可能有更多新的发现。

2.2 从转录水平揭示草地贪夜蛾寄主适应性

不同居群转录调控层面的深度比较解析，将为揭示草地贪夜蛾寄住适应性提供新的线索。转录组分析旨在解析基因表达调控的特征，从转录水平揭示生物体适应性的动态特征。从最为熟悉的基因表达水平差异分析，到转录本多样性机制（Dainis *et al.*，2019）、以及 DNA 高级结构的转录调控（Marsico *et al.*，2019），转录组水平的解析对于理解物种适应性机制所发挥的作用已经越来越重要。前期研究利用二代测序技术，发现抗性基因的表达可塑性可能对草地贪夜蛾的寄主适应

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

性发挥作用（Silva-Brandao *et al.*，2017）。长读长转录组测序，能够较二代测序更为全面的展示新转录本、可变剪切事件，将对转录多样性进行更为全面、有效的刻画，已成功应用于作物重要性状相关分子机制的发掘（Li *et al.*，2017）。转座酶可接近性核染色质区域测序分析（Assay for Transposase-Accessible Chromatin with high throughput sequencing，ATAC-seq），利用转座酶将接头序列插入在基因组的开放区域，然后通过高通量测序以获得相应区域转录因子等转录调控的关键信息，是研究顺反原件结合调控基因表达分子机制的重要手段，并已在鳞翅目昆虫脑转录组研究中得以应用（Lugena *et al.*，2019），是目前已经成熟的研究技术体系。G4 结构是生物中广泛存在的一类 DNA 四链体高级结构。越来越多的研究表明，G4 结构倾向于富集于基因调控区域，进而对基因表达发挥重要调控作用（Garg *et al.*，2016；Marsico *et al.*，2019）。作者所在的研究组前期以鳞翅目模式昆虫家蚕为模式，证实了 G4 高级结构在昆虫中广泛存在，并对基因表达具有重要调控作用（Niu *et al.*，2018；Niu *et al.*，2019）。这些新技术和新的理论技术体系的应用，将可望从转录调控视角，为草地贪夜蛾入侵、爆发机制的深入理解提供极具原创性的新发现。

2.3　深入开展肠道微生物宏基因组研究

深入比较草地贪夜蛾与斜纹夜蛾第二套基因组——肠道微生物宏基因组，为理解草地贪夜蛾入侵后寄主适应性提供线索。宏基因组学是研究特定宏基因组的不依赖于有机体培养的技术手段，以微生物多样性、种群结构进化关系、功能活性相互协作关系及与环境之间的关系为研究目的新型微生物研究方法（斯日古楞等，2014）。由于自然界中仅有不足 1% 的微生物可以单纯培养，而宏基因组学的研究方法使得微生物的免培养研究成为可能，逐渐成为研究微生物的主流方法（丁啸，2016）。

目前，微生物定殖最多的器官是胃肠道（Whitman *et al.*，1998），因为肠黏膜具有较大的表面积，可以容纳大量微生物群落在其表面定殖（Sekirov *et al.*，2010），此外，胃肠道含有大量微生物可以利用的营养物质，是微生物首选的定殖点。而且肠道微生物与宿主处于共生的关系，其参与宿主营养吸收、代谢作用、肠道和免疫系统发育等重要生理过程，所以极具研究价值（曹乐，宁康，2018）。宏基因组学早期在研究人体肠道中运用较多，包括肠道微生物的改变对炎症性疾病、肥胖症等的影响（Wlodarska *et al.*，2015；Liu *et al.*，2017）。随着高通量测序技术的发展，运用宏基因组学研究昆虫肠道微生物种群多样性已成为热点。有研究表明，蜜蜂肠道微生物会影响宿主的免疫系统，可促进蜜蜂体重和肠道重量增加，并且这种作用伴随着影响激素含量的基因表达上调以及对糖的敏感性增加（Zheng *et al.*，2017；Bonilla-Rosso and Engel，2018）；夏晓峰等人对小菜蛾的肠道微生物进行研究，结果表明中肠细菌的组成和结构能够影响小菜蛾对农药的抗性（夏晓峰，2014）；Chen 等人的研究表明，家蚕的肠道菌群在早期和晚期之间有很大的差异，也与野蚕的菌群不同（Chen *et al.*，2018）。叶昕海等选取了 12 个鳞翅目昆虫进行比较基因组学分析，发现草地贪夜蛾与斜纹夜蛾的亲缘关系最近（叶昕海，2019）。目前，尽管关于草地贪夜蛾和斜纹夜蛾肠道微生物的研究还很初步，但研究者们已经开始关注从肠道微生物角度理解寄主适应性和抗性。宏基因组解析的技术手段已经非常成熟，利用该技术手段，深入研究比较草地贪夜蛾与斜纹夜蛾肠道菌相同与差异之处，对于解析草地贪夜蛾入侵后与本地种斜纹夜蛾的相互影响及解析其对于斜纹夜蛾有明显偏食性的机理，探索其对本地农作物的危害程度及新型绿色防治策略具有重大意义，为昆虫生物学特性研究提供了全新思路和视角。

参考文献（References）

Acharya B，Head GP，Price PA，*et al.* Fitness costs and inheritance of Cry2Ab2 resistance in *Spodoptera frugiperda*（J. E. Smith）[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*，2017，149：8－14.

Arias O，Cordeiro E，Correa AS，*et al.* Population genetic structure and demographic history of *Spodoptera frugiperda*（Lepidoptera：Noctuidae）：Implications for insect resistance management programs [J]. *Pest Management Science*，2019，75（11）：2948－2957.

Adamczyk JJ Jr，Holloway JW，Leonard BR，*et al.* Susceptibility of fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic Bt cotton [J]. *Journal of Cotton Science*，1997，1（1）：21－28.

Acevedo FE，Peiffer M，Tan CW，*et al.* Fall armyworm－associated gut bacteria modulate plant defense responses [J]. *Molecular Plant－Microbe Interactions*，2017，30（2）：127－137.

Banerjee R，Hasler J，Meagher R，*et al.* Mechanism and DNA－based detection of field－evolved resistance to transgenic Bt corn in fall

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

armyworm (*Spodoptera frugiperda*) [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 10877.

Boaventura D, Bolzan A, Padovez FE, *et al*. Detection of a ryanodine receptor target - site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Pest Management Science*, 2010, 76 (1): 47 - 54.

Bernardi O, Bernardi D, Amado D, *et al*. Resistance risk assessment of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) to Vip3Aa20 insecticidal protein expressed in corn [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108 (6): 2711 - 2719.

Botha AS, Erasmus A, Du PH, *et al*. Efficacy of bt maize for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in South Africa [J]. *Joural of Economic Entomology*, 2019, 112 (3): 1260 - 1266.

Blanco CA, Chiaravalle W, Dalla - Rizza M, *et al*. Current situation of pests targeted by bt crops in Latin America [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 15: 131 - 138.

Bonilla-Rosso G, Engel P. Functional roles and metabolic niches in the honey bee gut microbiota [J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2018, 43: 69 - 76.

Chen BS, Du K, Sun C, *et al*. Gut bacterial and fungal communities of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*) and wild mulberry-feeding relatives [J]. *The ISME Journal*, 2018, 12 (9): 2252 - 2262.

Camargo AM, Castanera P, Farinos GP, *et al*. Comparative analysis of the genetic basis of Cry1F resistance in two strains of *Spodoptera frugiperda* originated from puerto rico and florida [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, 146: 47 - 52.

Canas-Hoyos N, Marquez EJ, Saldamando-Benjumea CI Heritability of wing size and shape of the rice and corn strains of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2016, 45 (4): 411 - 419.

Chen ZM, Zhao LC, Liu H, *et al*. Parasitic behavior and effect of microplitis similis on *Spodoptera frugiperda* larvae [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (5): 71 - 74 + 90. [陈壮美，赵琳超，刘航，等. 斯氏侧沟茧蜂对草地贪夜蛾幼虫的寄生行为及寄生效应 [J]. 植物保护，2019，45 (5): 71 - 74 + 90]

Chang YJ, Liao YL, Jiang XC, *et al*. Advances in research on *Spodoptera frugiperda* and its functional genomics [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (5): 1 - 7. [常亚军，廖永林，蒋兴川，等. 草地贪夜蛾及其功能基因组学的研究进展 [J]. 植物保护，2019，45 (5): 1 - 7]

Carvalho RA, Omoto C, Field LM, *et al*. Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (4): e62268.

Chaston JM, Dobson AJ, Newell PD, *et al*. Host genetic control of the microbiota mediates the *Drosophila* nutritional phenotype [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82 (2): 671 - 679.

Cao L, Ning K. Metagenomics of insect gut: New borders of microbial big data [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58 (6): 964 - 984. [曹乐，宁康. 昆虫肠道的宏基因组学: 微生物大数据的新疆界 [J]. 微生物学报，2018，58 (6): 964 - 984]

Chen WB, Li YY, Wang MQ, *et al*. Natural enemy insect resources of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, their application status, and the existing problems and suggestions [J/OL]. *Chinese Journal of Biological Control*. https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 - 039x.2019.05.013. [陈万斌，李玉艳，王孟卿，等. 草地贪夜蛾的天敌昆虫资源、应用现状及存在的问题与建议 [J/OL]. 中国生物防治学报，https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 - 039x.2019.05.013]

Dainis A, Tseng E, Clark TA, *et al*. Targeted long - read RNA sequencing demonstrates transcriptional diversity driven by splice - site variation in MYBPC3 [J]. *Circ. Genom. Precis. Med.*, 2019, 12 (5): e002 464.

Ding X. Researches on the sequence - feature - based Metagenomic Data Analysis Methods [D]. Ph. D Thesis, Jiangsu: Southeast University, 2016. [丁啸. 基于序列特征的宏基因组数据分析方法研究 [D]. 江苏: 东南大学博士学位论文，2016]

Dai XY, Zhai YF, Chen FS, *et al*. Predation of orus sauteri on *Spodoptera frugiperda* larva [J/OL]. *Chinese Journal of Biological Control*, https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 - 039x.2019.05.003. [代晓彦，翟一凡，陈福寿，等. 东亚小花蝽对草地贪夜蛾幼虫的捕食能力评价 [J/OL]. 中国生物防治学报，https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 - 039x.2019.05.003]

Nascimento AR, Farias JR, 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.

Garg R, Aggarwal J, Thakkar B. Genome - wide discovery of G - quadruplex forming sequences and their functional relevance in plants [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28211.

Gouin A, Bretaudeau A, Nam K, *et al*. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host - plant ranges [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 11816.

Huang JH, Zhang MQ, Feng QL, *et al*. Comparison of olfactory and gustatory genes between *Spodoptera frugiperda* and *Spodoptera litura* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (05): 937 - 946 [黄钧鸿，张铭淇，冯启理，等. 草地贪夜蛾与斜纹夜蛾嗅觉味觉相关基因的比较分析 [J]. 环境昆虫学报，2019，41 (05): 937 - 946]

Jing DP, Guo JF, Jiang YY, *et al*. Initial detections and spread of invasive *Spodoptera frugiperda* in China and comparisons with other noctuid larvae in cornfields using molecular techniques [J]. *Insect Science*, 2019. DOI: 10.1111/1744 - 7919.12700.

Juarez ML, Murua MG, Garcia MG, *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.

Kahn TW, Chakroun M, Williams J, *et al*. Efficacy and resistance management potential of a modified Vip3C protein for control of

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Spodoptera frugiperda in Maize [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 16204.

Kergoat GJ, Prowell DP, Le Ru BP, *et al*. Disentangling dispersal, vicariance and adaptive radiation patterns: A case study using armyworms in the pest genus *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2012, 65 (3): 855 – 870.

Kong L, Li YY, Wang MQ, *et al*. Predation of *Coccinella septempunctata* to young larvae of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J/OL]. *Chinese Journal of Biological Control*, https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 – 039x.2019.05.032. [孔琳，李玉艳，王孟卿，等. 七星瓢虫对草地贪夜蛾低龄幼虫的捕食能力评价 [J/OL]. 中国生物防治学报，https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 – 039x.2019.05.032]

Li ZG, Lyu X, Ya YK, *et al*. The parasitism of *Telenomus remus* and *Trichogramma chilonis* on *Spodoptera frugiperda* found in the fields of Guangzhou and Hong Kong [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 760 – 765. [李志刚，吕欣，押玉柯，等. 粤港两地田间发现夜蛾黑卵蜂与螟黄赤眼蜂寄生草地贪夜蛾 [J]. 环境昆虫学报，2019, 41 (4): 760 – 765]

Liu Y, Xiao HM, Mei Y, *et al*. Evolutionary analysis of chemoreception related gene families of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 718 – 726. [刘莹，肖花美，梅洋等. 草地贪夜蛾化学感受相关基因家族的进化分析 [J]. 环境昆虫学报，2019, 41 (4): 718 – 726]

Li J, Harata – Lee Y, Denton MD, *et al*. Long read reference genome – free reconstruction of a full – length transcriptome from *Astragalus membranaceus* reveals transcript variants involved in bioactive compound biosynthesis [J]. *Cell Discovery*, 2017, 3: 17031.

Liu R, Hong J, Xu X, *et al*. Gut microbiome and serum metabolome alterations in obesity and after weight – loss intervention [J]. *Nature Medicine*, 2017, 23 (7): 859 – 868.

Lugena AB, Zhang Y, Menet JS, *et al*. Genome – wide discovery of the daily transcriptome, DNA regulatory elements and transcription factor occupancy in the monarch butterfly brain [J]. *PLoS Genetics*, 2019, 15 (7): e1008265.

Liu R, Hong J, Xu X, *et al*. Gut microbiome and serum metabolome alterations in obesity and after weight – loss intervention [J]. *Nature Medicine*, 2017 (7), 23: 859 – 868.

Li F, Wang LK, Lyu BQ, *et al*. The Report of *Chelonus munakatae* parasitizing fall armworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Hainan, China [J/OL]. *Chinese Journal of Biological Control*, https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 – 039x.2019.06.003. [李芬，王力奎，吕宝乾，等. 中国海南省田间发现螟甲腹茧蜂寄生草地贪夜蛾 [J/OL]. 中国生物防治学，https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 – 039x.2019.06.003]

Marsico G, Chambers VS, Sahakyan AB, *et al*. Whole genome experimental maps of DNA G – quadruplexes in multiple species [J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47 (8): 3862 – 3874.

Mone Y, Nhim S, Gimenez S, *et al*. Characterization and expression profiling of microRNAs in response to plant feeding in two host – plant strains of the lepidopteran pest *Spodoptera frugiperda* [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 804.

Montezano DG, Specht A, Bortolin TM, *et al*. Immature stages of *Spodoptera albula* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae): developmental parameters and host plants [J]. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências*, 2013, 85 (1): 271 – 284.

Muraro DS, Garlet CG, Godoy DN, *et al*. Laboratory and field survival of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) on Bt and non – Bt maize and its susceptibility to insecticides [J]. *Pest Management Science*, 2019, 75 (8): 2202 – 2210.

Ma QL, Wu JYZ, Song ZX, *et al*. Comparative analysis of the harm trend of *Spodoptera frugiperda* in China with that in the United States [J/OL]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190920.0858.002.html. [马千里，吴吉英子，宋紫霞，等. 与美国对比分析草地贪夜蛾在我国的危害发展趋势 [J/OL]. 环境昆虫学报，2019, http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190920.0858.002.html]

Murua GM. 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.

Mei Y, Yang Y, Ye XH, *et al*. Evolutionary analysis of detoxification gene families of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 727 – 735. [梅洋，杨义，叶昕海，等. 草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族的进化分析 [J]. 环境昆虫学报，2019, 41 (4): 727 – 735]

Nagoshi RN, Goergen G, Tounou KA, *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 (1): 3710.

Nagoshi RN, Meagher RL, Jenkins DA. Puerto Rico fall armyworm has only limited interactions with those from Brazil or Texas but could have substantial exchanges with Florida populations [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103 (2): 360 – 367.

Nagoshi RN, Rosas-Garcia NM, Meagher RL, *et al*. 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.

Nascimento AR, Farias JR, 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.

Nascimento AR, Fresia P, Consoli FL, *et al*. Comparative transcriptome analysis of lufenuron – resistant and susceptible strains of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *BMC Genomics*, 2015b, 16: 985.

Niu KK, Xiang LJ, Jin Y, *et al*. Identification of LARK as a novel and conserved G – quadruplex binding protein in invertebrates and vertebrates [J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47 (14): 7306 – 7320.

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

Niu KK, Zhang XJ, Deng HM, *et al.* BmILF and i – motif structure are involved in transcriptional regulation of BmPOUM2 in *Bombyx mori* [J]. *Nucleic Acids Research*, 2018, 46 (4): 1710 – 1723.

Omoto C, BeRNArdi O, Salmeron E, *et al.* Field – evolved resistance to Cry1Ab maize by *Spodoptera frugiperda* in Brazil [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (9): 1727 – 1736.

Pashley DP, Hammond AM, Hardy TN. Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1992, 85 (4): 400 – 405.

Pashley DP, Sparks TC, Quisenberry SS, *et al.* Two fall armyworm strains feed on corn, rice and bermudagrass [J]. *Louisiana Ag.*, 1987, 30 (3): 8 – 9.

Palmer NA, Basu S, Heng – Moss T, *et al.* Fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* Smith) feeding elicits differential defense responses in upland and lowland switchgrass [J]. *PLoS ONE*, 2019, 14 (6): e0218352.

Pashley DP. Quantitative genetics, development, and physiological adaptation in host strains of fall armyworm [J]. *Evolution*, 1988, 42 (1): 93 – 102.

Pavinato VA, Martinelli S, de Lima PF, *et al.* Microsatellite markers for genetic studies of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12 (1): 370 – 380.

Schretter CE, Vielmetter J, Bartos I, *et al.* A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila* [J]. *Nature*, 2018, 563 (7731): 402 – 406.

Silva-Brandao KL, Horikoshi RJ, BeRNArdi D, *et al.* Transcript expression plasticity as a response to alteRNAtive larval host plants in the speciation process of corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda* [J]. *BMC Genomics*, 2017, 18 (1): 792.

Silver A. Caterpillar's devastating march across China spurs hunt for native predator [J]. *Nature*, 2019, 570 (7761): 286 – 287.

Souza CSF, Silveira LCP, Paula DP, *et al.* Transfer of Cry1F from Bt maize to eggs of resistant *Spodoptera frugiperda* [J]. *PLoS ONE*, 2018. 13 (9): e0203791.

Siriguleng Yu, Temulun, MING Liang, *et al.* Metagenomics and its application prospect [J]. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 2014, 41 (3): 115 – 118. [斯日古楞, 特木仑, 明亮, 等. 宏基因组学及其应用前景 [J]. 中国畜牧兽医, 2014, 41 (3): 115 – 118]

Sekirov I, Russell SL, Antunes LC, *et al.* Gut microbiota in health and disease [J]. *Physiol. Rev.*, 2010, 90 (3): 859 – 904.

Storer NP, Babcock JM, 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.

Shang D, Zhou JC, Dong QJ, *et al.* Development performance of *Meteorus pulchricornis* in different instar larvae of *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Plant Protection*, 2019, https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019472. [尚丹, 周金成, 张柱亭, 等. 寄生不同龄期草地贪夜蛾的斑痣悬茧蜂生长发育表现 [J/OL]. 植物保护, https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019472]

Tavares WS, Costa MA, Cruz I, *et al.* Selective effects of natural and synthetic insecticides on mortality of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and its predator *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Journal of Environmental Science And Health Part B*, 2010, 45 (6): 557 – 561.

Tabashnik BE, Van Rensburg JB, Carriere Y. Field – evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2009, 112 (2): 792 – 802.

Unbehend M, Hanniger S, Vasquez GM, *et al.* Geographic variation in sexual attraction of *Spodoptera frugiperda* corn-and rice-strain males to pheromone lures [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (2): e89255.

Westbrook JK, Nagoshi RN, Meagher RL, *et al.* Modeling seasonal migration of fall armyworm moths [J]. *International Journal of Biometeorology*, 2016, 60 (2): 255 – 67.

Whitman WB, Coleman DC, Wiebe WJ. Prokaryotes: The unseen majority [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, 95 (12): 6578 – 6583.

Wlodarska M, Kostic AD, Xavier RJ. An integrative view of microbiome-host interactions in inflammatory bowel diseases [J]. *Cell Host Microbe*, 2015, 17 (5): 577 – 591.

Wang Y, Wang MQ, Zhang HM, *et al.* Predation of adult of *Picromerus lewisi* to larvae of *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2019, https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 – 039x.2019.05, 006. [王燕, 王孟卿, 张红梅, 等. 益蝽成虫对草地贪夜蛾不同龄期幼虫的捕食能力 [J/OL]. 中国生物防治学报, 2019, https://doi.org/10.16409/j.cnki.2095 – 039x.2019.05.006]

Wu QL, Jiang YY, Hu G, *et al.* Analysis on spring and summer migration routes of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) from tropical and southern subtropical zones of China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3): 1 – 9. [吴秋琳, 姜玉英, 胡高等. 中国热带和南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]

Xiang H, Liu XL, Li MW, *et al.* The evolutionary road from wild moth to domestic silkworm [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2 (8): 1268 – 1279.

Xia XF. Organizational Diversity and Functional Characterization of Microbiota in the Midgut of Diamondback Moth, *Plutella xylostella* (L.) [D]. Ph. D Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fujian. [夏晓峰. 小菜蛾中肠微生物多样性及其功能研究 [D]. 福建农林大学博士学位论文, 2014]

Yu SJ, McCord E Jr. 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.

Ye XH, Yang Y, Mei Y, *et al.* The genome annotation and comparative genomics analysis of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 706 – 717. [叶昕海, 杨义, 梅洋, 等. 草地贪夜蛾基因组注释及分析 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 706 – 717]

Zhao SY, Sun XX, Zhang HW, *et al.* Laboratory test on the control

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

efficacy of common chemical insecticides against *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3): 10 – 14. [赵胜园，孙小旭，张浩文，等. 常用化学杀虫剂对草地贪夜蛾防效的室内测定 [J]. 植物保护，2019，45 (3): 10 – 14]

Zheng H, Powell JE, Steele M, *et al*. Honeybee gut microbiota promotes host weight gain via bacterial metabolism and hormonal signaling. *Proc* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114 (18): 4775 – 4780.

Zhang L, Liu B, Jiang YY, *et al*. Molecular characterization analysis of fall armyworm populations in China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (4): 20 – 27. [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]

Zhao SY, Luo QM, Sun XX, *et al*. Comparison of morphological and biological characteristics between *Spodoptera frugiperda* and *Spodoptera litura* [J]. *China Plant Protection*, 2019, 39 (5): 26 – 35. [赵胜园，罗倩明，孙小旭，等. 草地贪夜蛾与斜纹夜蛾的形态特征和生物学习性比较 [J]. 中国植保导刊，2019，39 (5): 26 – 35]

Zhao SY, Yang XM, Yang XL, *et al*. Field efficacy of eight insecticides on fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (4): 74 – 78. [赵胜园，杨现明，杨学礼，等. 8 种农药对草地贪夜蛾的田间防治效果 [J]. 植物保护，2019，45 (4): 74 – 78]

Zhao SY, Yang XM, Sun XX, *et al*. Laboratory control efficacy of commonly – used bioinsecticides against *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3): 21 – 26. [赵胜园，杨现明，孙小旭，等. 常用生物农药对草地贪夜蛾的室内防效 [J]. 植物保护，2019，45 (3): 21 – 26]

Zhao YJ, Fu CY, Li WW, *et al*. Predation functional response of Harmonia axyridis larvae to the eggs and low instar larvae of *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Plant Protection*, 2019, https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019500. [赵英杰，符成悦，李维薇，等. 异色瓢虫幼虫对草地贪夜蛾卵和低龄幼虫的捕食作用 [J/OL]. 植物保护，2019，https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019500]

Zhu KH, Zhou JC, Zhang ZT, *et al*. Parasitic efficacy and offspring fitness of *Trichogramma pretiosum* against *Spodoptera frugiperda* and *Spodoptera litura* at different egg ages [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (5): 54 – 59. [朱凯辉，周金成，张柱亭，等. 短管赤眼蜂对草地贪夜蛾和斜纹夜蛾不同日龄卵的寄生能力及子代蜂适合度 [J]. 植物保护，2019，45 (5): 54 – 59]

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net