



草地贪夜蛾寄主型分化及其形成机制研究进展*

马琳** 王道通 任麒麟 张蕾 江幸福***

(植物病虫害生物学国家重点实验室, 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是世界性粮食作物重大害虫, 被列入我国“一类农作物病虫害名录”。草地贪夜蛾存在与寄主植物相关的两种同域寄主型: 偏好取食为害玉米、高粱等作物的玉米型和偏好取食为害水稻和牧草等作物的水稻型。且通过 *CO I* 和 *Tpi* 基因两种分子标记对我国不同地区采集样本的种群遗传特征进行分析, 两种寄主型个体均有检出。寄主型的存在及其表型分化, 提高了田间监测和害虫防治的复杂性和困难性。为此, 本研究综述了国内外草地贪夜蛾不同寄主型种群在寄主适应性、行为、生理生化、抗性等各方面的表型分化及其寄主型形成机制的研究进展, 并探讨了我国开展草地贪夜蛾寄主型分化及形成机制研究的意义, 旨在为我国进一步完善草地贪夜蛾防控体系, 合理规避危害损失提供依据。

关键词 草地贪夜蛾; 玉米型; 水稻型; 寄主型; 形成机制

Advances in research on host strain formation, and differentiation, in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith)

MA Lin** WANG Dao-Tong REN Qi-Lin ZHANG Lei JIANG Xing-Fu***

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Science, Beijing 100193, China)

Abstract The fall armyworm (FAW), *Spodoptera frugiperda* (Smith), is one of the main global pests of food crops, and is on the "List of Class I Crop Diseases and Pests" in China. There are two sympatric strains, one which prefers to feed on corn and sorghum (the corn strain; CS), and another that prefers to feed on rice and pasture grasses (the rice strain; RS). Two molecular markers, the *CO I* and *Tpi* genes, were used to analyze the population genetic characteristics of samples collected from different parts of China. Individuals from both host strains were detected. The existence of different host strains, and the phenotypic differentiation between these, increases the complexity and difficulty of monitoring and controlling this pest. This paper summarizes progress in research on phenotypic differentiation, host adaptability, behavior, physiology, biochemistry, resistance, and other aspects, between the two FAW host strains, and the mechanism by which host strains form, both domestically and internationally. Furthermore, we discuss the significance of studying the population differentiation and formation of host strains in China. The purpose of this paper is to further enhance the prevention and control of the FAW in China, thereby preventing significant crop damage and economic loss.

Key words *Spodoptera frugiperda*; corn strain; rice strain; host strains; formation mechanism

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith) 1979; Andrews, 1980; Sun *et al.*, 2021), 其寄主范围广泛, 有记录的寄主植物 353 种, 隶属 76 个

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划项目 (2021YFD1400701); 国家绿肥产业技术体系 (CARS-22); 农业农村部政府购买服务项目 (15226006)

**第一作者 First author, E-mail: linma1990@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: xfjiang@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2022-08-30; 接受日期 Accepted: 2022-11-30

科,以禾本科、菊科和豆科为主(Montezano *et al.*, 2018)。因其寄主范围广、迁飞能力强和种间竞争强等特性,草地贪夜蛾可对玉米、小麦、水稻和棉花等粮食和经济作物造成严重危害(Bentivenha *et al.*, 2016; Westbrook *et al.*, 2016),被列入我国一类农作物病虫害名录。

寄主型分化在植食性昆虫中普遍存在,植食性昆虫物种通常只对少数寄主植物物种表现出特异性偏好。国外研究表明草地贪夜蛾主要存在两种同域发生的与寄主植物相关的寄主型:偏好为害玉米、棉花和高粱等作物的玉米型和偏好为害水稻、草坪和牧草等的水稻型(Nagoshi and Meagher, 2008)。两种寄主型无法从形态上很好地区分(Nagoshi *et al.*, 2020),但在遗传结构上差异明显,可以通过分子标记进行区分(Nagoshi, 2012),且两种寄主型在寄主适应性(Pashley, 1988; Meagher *et al.*, 2011)、生理及行为特性(Pashley *et al.*, 1992; Acevedo *et al.*, 2017b)、诱导植物防御及化合物代谢(Hay-Roe *et al.*, 2011; Acevedo *et al.*, 2017a, 2018)、农药及 Bt 抗性(Adamczyk *et al.*, 1997; Ingber *et al.*, 2018)等方面都表现出差异分化,这使得种群田间监测更加复杂,也使得害虫综合治理面临更大挑战(Nagoshi and Meagher, 2022; Tay *et al.*, 2023)。

草地贪夜蛾自 2019 年报道入侵我国以来,快速扩散蔓延至全国 27 个省(直辖市、自治区),已成为我国粮食作物重大害虫(王磊等, 2019; 吴孔明, 2020; Sun *et al.*, 2021)。田间害虫监测发现草地贪夜蛾在玉米和小麦上发生危害,且在四川、湖南及湖北等地水稻田也零星见虫,并在湖北武穴水稻秧田发生为害,虫盘率高达 70.5%(李艳朋等, 2020; 杨俊杰等, 2020)。因草地贪夜蛾不同寄主型的存在,为了更好地研判其发生为害,进一步做好防控,降低损失,对田间种群的寄主型鉴定尤为必要。通过对 2019-2020 年从中国主要入侵地区采集的 429 个草地贪夜蛾个体的 NAD6 基因簇进行测序,其中包含微卫星和诊断性 *CO I* 条形码基因(用于区分玉米品系和水稻品系),结果证实了草地贪夜蛾 mtDNA 中存在两种微卫星类型,在 *CO I* 水稻型个体中存

在 NAD6-I 和 NAD6-D 型,而 *CO I* 玉米型个体中仅检测到 NAD6-D 型;且在西部迁飞路径(云南和重庆)仅检测到 NAD6-I 型,而东部迁飞路径(海南、广西、山东等)两种类型均被检测到(Li *et al.*, 2022)。然而,目前利用线粒体 *CO I* 基因和 Z-染色体 *Tpi* 基因两种分子标记对采集样本的种群遗传特征进行分析,仍是鉴别草地贪夜蛾寄主型的主要手段(Nagoshi *et al.*, 2010; Nagoshi, 2012; Nagoshi and Meagher, 2016)。对我国云南、湖南和湖北等地的田间草地贪夜蛾种群进行分析,基于 *CO I* 基因序列比对结果表明采集样本以水稻型为主,并检出少量玉米型;而基于 *Tpi* 基因序列比对结果表明所有采集样本均为玉米型,研判入侵我国的草地贪夜蛾以 *CO I* R *Tpi* C 杂合玉米型为主,并伴随 *CO I* C *Tpi* C 纯合玉米型发生(张磊等, 2019; Jiang *et al.*, 2022, 2023)。但受制于取样时间、地点和样本大小的局限性,并不能排除水稻型草地贪夜蛾的发生。在对 4 头采集的草地贪夜蛾进行染色体水平的全基因组测序过程中,通过分析 *Tpi* 基因第 4 外显子的 8 个寄主型分子标记,发现 3 个个体(云南 2 个、广东 1 个)属于玉米型,1 个个体(广东)属于水稻型,进一步比对结果表明水稻型个体单倍型序列与非洲种群一致,这预示着入侵广东省的草地贪夜蛾种群可能来自于非洲(Liu *et al.*, 2019)。对采集自重庆和安徽的草地贪夜蛾样本寄主型进行分析,均鉴别出基于 *Tpi* 基因的水稻型,且所占样本比例均在 20%左右(唐运林等, 2019; 徐丽娜等, 2019)。寄主型鉴定对草地贪夜蛾的防治提出了警示,不能仅局限于玉米产区,还需要对水稻产区进行监测,防范不同寄主型可能带来的不同为害。为此,本研究综述了草地贪夜蛾寄主型分化差异及其形成机制的研究进展,旨在为进一步完善我国草地贪夜蛾防控体系,合理规避危害损失提供依据。

1 草地贪夜蛾寄主型分化研究进展

1.1 寄主植物适应性分化

草地贪夜蛾不同寄主型种群对不同寄主植

物的适应性差异被广泛报道 (Meagher and Nagoshi, 2012)。WhitFord 等 (1988) 对草地贪夜蛾水稻型和玉米型两寄主型种群在人工饲料和 4 种植物上的适应性差异进行了评估, 结果表明在取食同一人工饲料时, 两寄主型种群的蛹重和发育历期存在显著差异; 玉米型种群在玉米 *Zea mays* L.、高粱 *Sorghum bicolor* (L.) Moench. 和狗牙根 *Cynodon dactylon* (L.) Pers. 上发育均良好, 而水稻型种群仅在适宜寄主狗牙根上发育最好; 且在取食相同寄主植物时, 无论是玉米、高粱, 还是狗牙根, 玉米型种群幼虫和蛹的重量均显著大于水稻型种群 (WhitFord *et al.*, 1988)。两寄主型种群在食物消耗和利用方面的研究结果也表明, 在取食玉米时, 相较于玉米型种群, 水稻型种群的食物消耗率和转化率均较低 (Veenstra *et al.*, 1995)。两寄主型种群在不同寄主上的幼虫生长发育和寄主利用差异结果揭示水稻型种群具有更高的寄主专化特性, 表现在水稻型种群在其偏好寄主水稻上的适应性优于玉米, 且相较于玉米型种群, 其幼虫适应特性受寄主影响更大 (Pashley, 1988; Pashley *et al.*, 1995)。

1.2 行为分化

草地贪夜蛾不同寄主型在寄主选择 (取食和产卵)、生殖行为 (求偶、交配、产卵) 及迁飞行为等方面均表现出显著的行为分化特性。

寄主选择: 草地贪夜蛾寄主型 (遗传背景差异) 和后天经历共同影响其幼虫对不同寄主的取食偏好选择。Stuhl 等 (2008) 采用生物测定法研究了草地贪夜蛾 3 个玉米型 (CS-Hag03、CS-Hag05、CS-JS05) 和 3 个水稻型 (RS-Ona03、RS-Ona05、RS-MS05) 品系的初孵幼虫对玉米和牧草的寄主偏好选择性。结果表明, 在对玉米和牧草全株和全株挥发物的选择试验中, 6 个寄主型品系对不同寄主植物的选择未表现出显著差异; 但在培养皿叶碟法选择实验中, 6 个品系最初均表现出对玉米的偏好选择; 然而, 这种对玉米的偏好选择不是绝对的, 当 4 个品系 (CS-Hag03、CS-JS05、RS-Ona05、RS-MS05) 初孵幼虫先与牧草寄主接触后, 其对玉米表现出

的偏好选择强度显著降低; 对于水稻型品系 RS-Ona03 而言, 即使最先接触的寄主是玉米, 也有相对较多的幼虫会离开玉米而选择取食牧草。WhitFord 等 (1988) 对草地贪夜蛾两寄主型种群的产卵寄主选择偏好进行了评估, 结果表明玉米型种群偏好在玉米和高粱上产卵, 水稻型种群偏好在牧草狗牙根上产卵。但玉米型种群雌蛾在玉米和牧草上的产卵量差异不大, 而水稻型种群雌蛾在牧草上的产卵量显著高于在玉米上的产卵量 (Meagher *et al.*, 2011)。两寄主型种群产卵偏好选择行为的差异, 揭示了水稻型种群具有更高的寄主型分化特性。

生殖行为: Pashley 等 (1992) 对草地贪夜蛾两寄主型生殖隔离现象的研究结果表明, 室内饲养的玉米型种群的交配活性低于水稻型种群, 两寄主型均表现出了更加偏好选择相同寄主型交配的行为, 且玉米型种群主要在暗期前三分之二时间里完成交配, 而水稻型种群主要在暗期后三分之一的时间里交配。Schofl 等 (2009) 在观察玉米型和水稻型种群间的夜间生殖活动时, 也发现了相似的结果, 两寄主型种群间雌雄蛾求偶、交配、产卵开始时间均存在显著差异, 表现在水稻型雌蛾和雄蛾求偶、交配开始时间分别比玉米型晚 3.0 h 和 2.6 h, 水稻型雌虫产卵开始时间比玉米型晚 2.4 h。Tessnow 等 (2022) 对收集的夜间活动的草地贪夜蛾进行寄主型鉴定, 也得到了相似结果, 即不同寄主型在田间夜间活动的时间发生了显著的变化。这说明草地贪夜蛾两寄主型种群间存在生殖行为差异, 揭示了两寄主型间存在分类交配和一定程度的性隔离现象。然而, 在交配选择试验中, 这种性隔离现象只在试验第一晚被观察到, 在随后连续两晚观测中, 雌蛾在选型交配时, 对同型和异型雄蛾不再表现出明显的偏好 (Schofl *et al.*, 2011)。

迁飞行为: 草地贪夜蛾两寄主型种群对季节性环境因子的反应明显不同, 造成了其迁飞种群的季节性相关分布。利用 *COI* 基因分子标记对佛罗里达州南部农业区和草坪栖息地通过信息素诱捕器捕获的草地贪夜蛾雄蛾进行寄主型鉴定, 结果表明, 草地贪夜蛾在农业区存在春、秋

两季捕获高峰期,两寄主型在春季高峰期(3-5月)均被大量捕获;从6月份开始,两寄主型的捕获量逐渐减少,7月份捕获量最低;而在秋季高峰期(10-12月),尽管在此期间不缺乏玉米型种群喜食寄主甜玉米的种植,鉴定结果却表明捕获的种群以水稻型为主,占比高达90%左右;而在草坪栖息地,捕获量也存在春、秋两个季节高峰,且水稻型数量在全年均占主导地位(Nagoshi and Meagher, 2004)。对采自北美和巴西不同地理种群的草地贪夜蛾的寄主型进行鉴定,寄主型占比也表现出了与季节性相关的差异。在秋季,巴西高粱上采集的玉米型占比为89%,而在春季下降至50%,揭示了季节性因素可能对草地贪夜蛾不同寄主型种群在不同寄主作物上的适应性、选择偏好、分布等情况存在较大影响(Nagoshi *et al.*, 2007b)。草地贪夜蛾寄主型的季节性差异分布的原因尚不清楚,但可利用的寄主植物的季节性差异或特定季节性环境因素(温度、降水、台风等)对草地贪夜蛾的影响程度可能高于其对特定寄主的生理偏好性,甚至可能会影响其迁飞行为。不同地理环境下的季节性分布为在越冬地迁飞之前防控草地贪夜蛾提供了机会。两寄主型种群在其生境的季节性分布差异,也预示着诱导和影响两寄主型种群迁飞行为的原因可能不同。在研究草地贪夜蛾迁飞机制时,需对其不同寄主型的迁飞行为开展相应研究(Zhang *et al.*, 2023)。

1.3 生理生化分化

草地贪夜蛾不同寄主型在解毒代谢、性信息素及生殖不亲和等方面也表现出显著的生理分化特性。

解毒代谢:植食性昆虫在应对不同类型的寄主植物时,相关蛋白酶系在消化、解毒、免疫等方面均发挥着至关重要的作用。Veenstra 等(1995)测定了取食不同寄主植物(玉米和狗牙根)的草地贪夜蛾两寄主型种群的酶活性差异,结果表明,幼虫无论取食玉米还是狗牙根,水稻型的混合功能氧化酶(Mixed-function oxidase, MFO)活性均低于玉米型;就玉米型种群而言,幼虫取食玉米时的MFO活性显著高于取食狗牙

根;而对水稻型种群而言,幼虫取食玉米和狗牙根时的MFO活性没有显著差异。丁布DIMBOA(2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one)是玉米中主要的苯并恶唑啉酮类化合物,而水稻缺乏该化合物,通过评估取食富含DIMBOA人工饲料或对照饲料的草地贪夜蛾玉米型和水稻型幼虫中肠和脂肪体的转录组,结果表明取食含DIMBOA人工饲料的玉米型和水稻型幼虫间差异基因主要被注释为酯酶、肽酶、转移酶和还原酶等,特别是UDP-葡萄糖醛酸基转移酶,占据了转移酶贝叶斯网络的中心枢纽,揭示了其在草地贪夜蛾应对DIMBOA的防御反应中发挥着至关重要的作用(Silva-Brandão *et al.*, 2021)。Acevedo 等(2017b)测定了草地贪夜蛾两寄主型种群唾液蛋白质组成的差异,结果表明,水稻型和玉米型中各鉴定出13种特有的差异蛋白,此外,两寄主型共同含有的11种唾液蛋白的相对丰度也存在显著差异,涉及的蛋白质进一步分为5个功能组,可能参与昆虫消化、解毒、免疫及植物防御调控。

性信息素:昆虫的交配受性信息素的调节,多数情况下,雌成虫释放远距离信息素以吸引潜在的配偶,而雄成虫性信息素在求偶的最后阶段短距离内起作用(Fitzpatrick and McNeil, 2012)。性信息素组成或成分比例的种间差异,有可能诱导合子交配前障碍,以减少不适宜的种间交配,或成为促进同一物种/亚种间交配的关键诱因。研究报道表明,草地贪夜蛾两寄主型种群的雌蛾性信息素组成存在显著差异。玉米型雌蛾含有的信息素化合物Z11-16:Ac含量显著高于水稻型,而12:Ac、Z9-12:Ac和Z7-12:Ac的含量均显著低于水稻型(Groot *et al.*, 2008)。在雌蛾求偶平均开始时间段,玉米型种群雌蛾腺体中的3种信息素成分(Z7-12:Ac、Z9-14:Ac和Z11-16:Ac)均显著高于水稻型,但不同寄主型腺体中提取的信息素含量和相对比例受雌蛾日龄和暗期时段的显著影响(Lima and McNeil, 2009)。然而,在风洞实验中未发现雄蛾对相同寄主型雌蛾的专化吸引特性(Unbehend *et al.*, 2013)。换言之,尽管草地贪夜蛾两寄主型在性信息素组成和响

应方面受到限制,但似乎不足以导致不同寄主型种群选型交配的分化差异(Pashley *et al.*, 1992)。

生殖不亲和: Pashley 和 Martin (1987) 对草地贪夜蛾两寄主型种群进行了实验室杂交试验,观察到两寄主型种群间的生殖不亲和现象,结果表明,玉米型雌蛾和水稻型雄蛾不能成功交配,对雌蛾进行解剖,未发现精囊转移;水稻型雌蛾和玉米型雄蛾交配可以产生可育的杂交 F_1 代, F_1 代饲养至成虫后,进行回交实验,结果表明, F_1 雌蛾参与的回交实验没有后代产生,但 F_1 雄蛾参与的回交实验以及少数 F_1 代自交实验中确实产生了杂交后代。通过线粒体 CO I 和染色体 *Tpi* 基因分子标记鉴定田间草地贪夜蛾种群寄主型,也间接证明了杂交种群母本来源为 CO I R 型种群(Nagoshi, 2010)。尽管存在一定程度的基因流,但寄主型在连锁不平衡中保持多重遗传差异的能力在理论上是合理的。

1.4 抗性分化

草地贪夜蛾不同寄主型在诱导植物防御反应、杀虫剂/Bt 抗性、病毒免疫,甚至在天敌寄生方面也表现出显著的抗性分化特性。

植物防御反应: 植食性昆虫为响应植物的物理和化学屏障而发展的生理、形态和行为适应能力直接影响其对特定寄主的利用能力。谷物依靠硅基防御来对抗食草昆虫(Nascimento *et al.*, 2018),然而,硅酸钙处理后的玉米仅干扰了草地贪夜蛾玉米型品系的幼虫生长,而对水稻型品系没有影响(Nuambote-Yobila *et al.*, 2022)。通过评估草地贪夜蛾寄主型对百慕大草抗性的影响,结果表明,百慕大草特定品种“Tifton292”对玉米型种群的生长发育产生抗性,但对水稻型并未表现出抗性(Pashley *et al.*, 1987)。草地贪夜蛾玉米型和水稻型种群分别偏好取食的玉米和星草/百慕大草在产氰能力方面存在显著差异,表现在玉米植物释放的氰化氢水平较低,而星草和百慕大草较高。通过喂食星草或添加氰化物的人工饲料时,玉米型种群幼虫的死亡率显著高于水稻型,且玉米型种群幼虫比水稻型分泌的排泄物中含有更高水平的氰化物,揭示了两寄主

型种群间氰化物代谢水平的潜在差异(Hay-Roe *et al.*, 2011)。草地贪夜蛾不同寄主型种群通过取食诱导的玉米和百慕大草植物防御相关基因的表达和植物防御蛋白的活性也存在差异,相较于玉米型,水稻型幼虫取食玉米后,诱导了玉米中更多的蛋白酶抑制剂积累;玉米型幼虫取食抑制了百慕大草中蛋白酶抑制剂的活性,而水稻型幼虫取食诱导了百慕大草产生较高水平的蛋白酶抑制剂活性(Acevedo *et al.*, 2018)。换言之,草地贪夜蛾不同寄主型通过取食诱导了寄主植物防御反应的不同水平,继而影响了幼虫的生长发育。

杀虫剂/Bt 抗性: 草地贪夜蛾两寄主型对多种化学杀虫剂表现出不同的敏感性(Wang *et al.*, 2023)。在美国,相较于水稻型种群,玉米型种群对杀虫剂西维因、二嗪农、氯氰菊酯、甲基对硫磷和灭多威的敏感度更低(Adamczyk *et al.*, 1997)。在哥伦比亚,与玉米型相比,水稻型对高效氯氟氰菊酯的抗药性发展更快(Ríos-Díez and Saldamando-Benjumea, 2011),且对 *Cry1Ac* 和 *Cry1Ab* 这 2 种 Bt 内毒素更敏感(Ríos-Díez *et al.*, 2012)。基于饮食的生物测定法研究结果表明,草地贪夜蛾玉米型和杂交型种群对 Bt 毒素,尤其是 *Cry1F* 的耐受性强于水稻型种群(Ingber *et al.*, 2018; Loto *et al.*, 2019)。此外,草地贪夜蛾两寄主型对楝科植物乙醇提取物的抗性存在差异,添加苦油楝 *Carapa guianensi* 提取物能显著降低玉米型种群对人工饲料的消耗量,但对水稻型种群的影响较小(Álvarez *et al.*, 2021)。

病毒免疫: 草地贪夜蛾核多角体病毒 *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus (SfMNPV) 是一种天然存在的病毒病原体,对草地贪夜蛾具有潜在的控害作用,其分离株已在温室和田间实验中作为控制玉米上的草地贪夜蛾的潜在生物农药进行了评估(Cuartas-Otálora *et al.*, 2019)。通过评估 SfMNPV 不同分离菌株对草地贪夜蛾玉米型和水稻型幼虫的毒力,结果表明编号 1197 和 459 的病毒菌株对水稻型幼虫的毒力更高,而编号 3AP2 病毒菌株对玉米型幼虫的毒力更高,且相较于玉米型幼虫,水稻型幼

虫对病毒的易感性和存活时间的范围较小 (Popham *et al.*, 2021)。

天敌寄生：通过选择试验比较寄生蜂 *Euplectrus platyhypenae* Howard 对草地贪夜蛾两种寄主型种群的产卵选择偏好和随后的发育特性，结果表明，当寄生蜂雌蜂在玉米型和水稻型种群幼虫之间进行选择时，无论幼虫取食玉米还是星草，雌蜂都更偏好选择在玉米型幼虫上产卵；而在对取食不同寄主的相同寄主型种群进行产卵选择时，雌蜂更喜欢在取食玉米的幼虫上产卵；观察寄生蜂在草地贪夜蛾幼虫产卵后的生长发育情况发现，无论是玉米型还是水稻型种群，当取食寄主为星草时均会导致寄生蜂幼虫死亡，表明星草所含的化感物质对寄生天敌具有明显的抗性 (Hay-Roe *et al.*, 2013)。草地贪夜蛾两寄主型对天敌寄生抗性的差异，无疑将对其生物防治方法产生影响。

1.5 遗传结构分化

研究表明，在西半球的草地贪夜蛾玉米型和水稻型种群间均检测到与寄主植物相关的高水平遗传分化 (Lu *et al.*, 1992; Clark *et al.*, 2007)。就线粒体 *COI* 和染色体 *Tpi* 基因的核苷酸变异而言，玉米型种群的多样性远远低于水稻型 (Nagoshi, 2010; Nagoshi *et al.*, 2012)。这种更高的遗传复杂性在一定程度上解释了水稻品系在寄主植物间的分布为何表现出更多的差异表型。

2 寄主型形成机制研究进展

2.1 寄主利用

寄主植物利用及偏好选择仍然是寄主型分化的最有可能的驱动因素。在实验室条件下，将 *Tpi*-Corn 种群分别在玉米和水稻上长期继代饲养，建立取食不同寄主的两个品系，并对两品系间的寄主植物偏好、适应性、药剂耐受性、解毒酶活性等进行了研究。结果表明，草地贪夜蛾幼虫对玉米和水稻没有表现出明显选择偏好，但两个品系在玉米上的适应性仍优于水稻，表现在发育历期更短、体重更重，且玉米品系的 3 龄幼虫对茚虫威、高效氟氯氰菊酯、多杀菌素等杀虫剂

表现出更高的耐受性和解毒酶活性，揭示着草地贪夜蛾取食的寄主植物对种群特异可塑性及抗性差异的演变有关 (Guo *et al.*, 2022)。草地贪夜蛾两寄主型种群在寄主适应性及行为特征方面均表现出显著的分化差异。不论是寄主适应性分化还是行为分化，都预示着草地贪夜蛾水稻型种群具有更高的寄主专化特性。然而，结合田间采集的草地贪夜蛾种群寄主型鉴定结果，在自然界中，寄主专化特性较强的水稻型种群在玉米和水稻田两种生境中都能发生，而专化特性较低的玉米型种群大多数只发生于玉米等偏好寄主作物田块，很少占据两个栖息地 (Meagher and Gallo-Meagher, 2003; Meagher and Nagoshi, 2004)。换言之，寄主适应特性差异不能完全诠释草地贪夜蛾寄主型分化。

2.2 生殖隔离

生殖隔离在维持遗传分化中发挥的关键作用已在其他昆虫物种中得到印证 (Emelianov *et al.*, 2001, 2003)。研究同一物种不同寄主型间的生殖隔离模式，可为物种形成的分化提供重要依据。例如，欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Crambidae) 至少可分为两个寄主种群，以艾蒿 *Artemisia vulgaris* L. 和啤酒花 *Humulus lupulus* L. 为食的艾蒿型种群，和以玉米为食的玉米型种群；两寄主型种群在产卵选择上均表现出较强的寄主选择性，分别取食艾蒿和玉米的雌蛾产生的性信息素 Δ -11-十四烯基乙酸的 E/Z 异构体比例也不同 (Thomas *et al.*, 2003)；通过遗传和生物地球化学标记法 (成虫翅碳同位素比率 ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) 测定)，明确了即使在没有时间或空间隔离的情况下，在不同寄主植物上发育的欧洲玉米螟个体也表现出几乎绝对的生殖隔离，其分类/选型交配的比例高达 99.5%，揭示了分类/选型交配是欧洲玉米螟维持遗传分化的关键机制 (Malausa *et al.*, 2005)。

已有报道表明草地贪夜蛾两寄主型种群存在某些方面的交配障碍 (Nagoshi *et al.*, 2017)，其中包括可能与性信息素组成差异相关的应变定向分类/选型交配 (Pashley *et al.*, 1992; Lima and McNeil, 2009)、交配时间差异 (Pashley *et al.*,

1992; Schofl *et al.*, 2009, 2011), 以及影响杂交后代生存或生育能力的遗传不亲和性 (Pashley and Martin, 1987; Kost *et al.*, 2016)。然而, 这些生殖隔离障碍间如何相互作用, 能对两寄主型间的生殖隔离发挥多大的作用, 遗传基础是什么等都有待进一步深入研究 (Groot *et al.*, 2010)。

2.3 微生物群

昆虫对相关微生物的依赖程度千差万别, 从完全缺乏微生物到为了发育、营养或保护而强制依赖相关微生物。多项研究表明, 昆虫相关微生物在其寄主的摄食、消化、植物防御及免疫抗性、生长发育等方面发挥着作用, 进而调控宿主昆虫的寄主适应性 (Brune, 2014; Shao *et al.*, 2017; Ferguson *et al.*, 2018; Jing *et al.*, 2020)。通过 16S rRNA 高通量测序, 观察到草地贪夜蛾幼虫和成虫均拥有以变形菌门和厚壁菌门为主的多样性丰富的微生物群 (Gichuhi *et al.*, 2020)。昆虫取食引起的机械损伤以及昆虫唾液及口腔分泌物会诱导植物中茉莉酸介导的防御反应。研究表明, 草地贪夜蛾相关肠道微生物对植物防御反应相关的蛋白多酚氧化酶、胰蛋白酶、过氧化物酶的活性及玉米蛋白酶抑制剂 (*mpi*) 基因在玉米中的表达均表现出显著影响, 强调了植食性昆虫相关微生物在寄主适应过程中的重要性 (Acevedo *et al.*, 2017a)。越来越多的证据表明, 肠道微生物的变化可以影响宿主的表型 (Bost *et al.*, 2018)。例如, 假单胞杆菌对咖啡因的降解作用, 使得咖啡浆果蛀虫 *Hypothenemus hampei* 在专性为害咖啡作物时, 规避了有毒生物碱的抑制作用 (Ceja-Navarro *et al.*, 2015)。使用气质联用仪对取食不同寄主 (人工饲料、玉米、水稻等) 的草地贪夜蛾玉米型和水稻型幼虫中肠进行非靶代谢组学分析, 结果表明草地贪夜蛾中肠代谢组因幼虫饮食而异, 且在两寄主型间存在显著差异, 其中莽草酸和十七烷酸可能涉及玉米型和水稻型对其寄主植物的适应性 (Oliveira *et al.*, 2022), 且草地贪夜蛾的肠道微生物群受到寄主植物的强烈调节 (Oliveira and Cônsoli, 2023)。对入侵肯尼亚的草地贪夜蛾玉米型和水稻型种

群肠道进行 16S rRNA 宏基因组测序, 结果显示相较于水稻型, 玉米型具有更高的肠道微生物多样性 (Ndung'u *et al.*, 2023)。结果提示不能忽视草地贪夜蛾相关微生物群在其寄主型形成过程中发挥的作用。

2.4 表型可塑和遗传分化

在植食性昆虫寄主型形成机制研究中, 就如何区分表型可塑和遗传分化而言, 通俗地讲, 作为对不同寄主的响应, 相同寄主型不同的调控基因是“可塑的”。反之, 喂食同一寄主的两寄主型间的基因表达差异被视为遗传分化。应用 RNA-Seq 高通量测序测定在人工饲料、玉米和水稻上饲养的草地贪夜蛾两寄主型种群的转录组, 用转录组特征来评估两寄主型幼虫的无偏遗传表达差异, 结果表明, 个体适应性特征参数 (幼虫重和蛹重) 因条件 (寄主型 vs. 寄主) 而异, 共有 3 657 个 contigs 与可塑性响应有关, 2 395 个 contigs 在以优先宿主和替代宿主为食的两种群间表现出调控差异 (遗传分化); 在所有比较中都存在 3 种下调和上调的分子功能: 氧化还原酶活性、金属离子结合和水解酶活性, 揭示着外源化学物质的代谢可能是草地贪夜蛾寄主表型差异的关键功能之一 (Silva-Brandão *et al.*, 2017)。对从牧草 (11 个个体, 全为 *Tpi* R-strain) 和玉米 (45 个个体, 其中 *Tpi* C-strain 个体 44 个, *Tpi* R-strain 个体 1 个) 上采集的 56 个草地贪夜蛾个体的全基因组序列进行分析, 结果表明草地贪夜蛾种群结构主要由玉米型和水稻型之间的遗传分化决定, 且这种分化涉及至少 3 个基因座 (1 个常染色体位点和 2 个 Z 染色体位点), 其中包括可能导致生殖隔离的基因座, 揭示着寄主植物相关的物种形成是草地贪夜蛾早期物种形成的驱动因素 (Fiteni *et al.*, 2022; Nagoshi, 2022)。使用 3 种不同的基因网络推理方法 (共表达、加权共表达和贝叶斯网络) 对取食不同寄主的草地贪夜蛾玉米和水稻品系幼虫的转录组数据进行分析, 结果表明相较于水稻型, 玉米型存在更多与肽酶相互作用的专性表达基因 [丝氨酸和金属肽酶 (c34857、c87809、c78648、

SF2M07034-5-1、SF2M05191)等,功能注释与消化、解毒和防御相关(Murad *et al.*, 2021)。

草地贪夜蛾两寄主型在寄主适应性、行为、生理等多方面表型差异的遗传基础研究仍处于起步阶段,仍有待从多角度开展研究,进一步明确寄主型形成的分子机理。

3 讨论

3.1 开展草地贪夜蛾寄主型分化研究,指导做好害虫综合防控

植食性昆虫寄主型存在的普遍性和寄主型抗性分化使得害虫防治更加复杂和困难。草地贪夜蛾两寄主型种群在季节性迁飞模式、栖息地偏好、对多种杀虫剂及 *Bt* 作物的抗性分化,甚至于对天敌昆虫的寄生抗性等方面均表现出了显著差异。因此在害虫监测和生物防治中,需要考虑生物型或寄主种群在应用中的可能性。明确草地贪夜蛾寄主型表型分化差异,对促进草地贪夜蛾综合治理技术,进一步构建我国绿色、生态、可持续的防控技术体系具有重要意义。

3.2 开展寄主型相关的遗传标记研究,明确草地贪夜蛾迁飞规律

草地贪夜蛾的强迁飞能力、遗传多样性和寄主型种群表型差异对其迁飞和种群动态提出了许多技术挑战。传统的野外观测、诱捕器诱捕和天气分析方法具有普适性,但仅能增强草地贪夜蛾迁飞预测的早期估计(江幸福等, 2019)。随着分子技术的研究进展,对草地贪夜蛾迁飞行为进行更详细的分析成为可能,且可以将存在遗传分化的亚种群考虑在内。随着越来越多的遗传标记被发掘,特别是对玉米、水稻和杂交种群开展类似研究,将有助于进一步完整地描述草地贪夜蛾这一重要农业害虫物种的迁飞行为(Nagoshi and Meagher, 2008)。对鳞翅目昆虫的研究发现,虽然成虫的行为会影响碳同位素比率,但主要决定因素是幼虫的食物源(Ponsard *et al.*, 2004)。应用稳定 C 同位素分析幼虫和成虫样本,有助于理解和预测草地贪夜蛾的季节性迁飞及明确侵入的种群来自何种栖息地(Nagoshi *et al.*,

2007a)。要搞清楚入侵中国的草地贪夜蛾来源仍需要进行更大量的样本采集和基因检测,并开发更高精度的种内遗传分子标记。传统迁飞预测手段、稳定同位素标记及分子标记的结合应用,将对草地贪夜蛾在我国的迁飞研究大有帮助。更详细地了解草地贪夜蛾种群流动将有助于找到更准确的方法来预测其迁入为害的时间和严重程度,也将提高通过在越冬地抑制草地贪夜蛾种群来减轻其在迁飞目的地迁入为害的可行性。

参考文献 (References)

- Acevedo FE, Peiffer M, Ray S, Meagher R, Luthe DS, Felton GW, 2018. Intraspecific differences in plant defense induction by fall armyworm strains. *New Phytologist*, 218(1): 310–321.
- Acevedo FE, Peiffer M, Tan CW, Stanley BA, Stanley A, Wang J, Jones AG, Hoover K, Rosa C, Luthe D, Felton G, 2017a. Fall armyworm-associated gut bacteria modulate plant defense responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30(2): 127–137.
- Acevedo FE, Stanley BA, Stanley A, Peiffer M, Luthe DS, Felton GW, 2017b. Quantitative proteomic analysis of the fall armyworm saliva. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 86: 81–92.
- Adamczyk JJ, Holloway JW, Leonard BR, Graves JB, 1997. Susceptibility of fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic *Bt* cotton. *Journal of Cotton Science*, 1(1): 21–28.
- Álvarez D, Zuleta D, Saldamando C, Lobo-Echeverri T, 2021. Selective activity of *Carapa guianensis* and *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) against the corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae). *International Journal of Pest Management*, Doi:10.1080/09670874.2021.1981484.
- Andrews KL, 1980. The whorlworm, *Spodoptera frugiperda*, in central america and neighboring areas. *The Florida Entomologist*, 63(4): 456–467.
- Bentivenha JPF, Baldin ELL, Hunt TE, Paula-Moraes SV, Blankenship EE, 2016. Intraguild competition of three noctuid maize pests. *Environmental Entomology*, 45(4): 999–1008.
- Bost A, Martinson VG, Franzenburg S, Adair KL, Albasi A, Wells MT, Douglas AE, 2018. Functional variation in the gut microbiome of wild *Drosophila* populations. *Molecular Ecology*, 27(13): 2834–2845.
- Brune A, 2014. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nature Reviews Microbiology*, 12(3): 168–180.
- Ceja-Navarro JA, Vega FE, Karaoz U, Hao Z, Jenkins S, Lim HC,

- Kosina P, Infante F, Northen TR, Brodie EL, 2015. Gut microbiota mediate caffeine detoxification in the primary insect pest of coffee. *Nature Communications*, 6: 7618.
- Clark PL, Molina-Ochoa J, Martinelli S, Skoda SR, Isenhour DJ, Lee DJ, Krumm JT, Foster JE, 2007. Population variation of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in the western hemisphere. *Journal of Insect Science*, 7(1): 1–10.
- Cuartas-Otálora PE, Gómez-Valderrama JA, Ramos AE, Barrera-Cubillos GP, Villamizar-Rivero LF, 2019. Bio-insecticidal potential of nucleopolyhedrovirus and granulovirus mixtures to control the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae). *Viruses*, 11(8): 684.
- Emelianov I, Drès M, Baltensweiler W, Mallet J, 2001. Host-induced assortative mating in host races of the larch budmoth. *Evolution*, 55(10): 2002–2010.
- Emelianov I, Simpson F, Narang P, Mallet J, 2003. Host choice promotes reproductive isolation between host races of the larch budmoth *Zeiraphera diniana*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(2): 208–218.
- Ferguson LV, Dhakal P, Lebenzon JE, Heinrichs DE, Bucking C, Sinclair BJ, Barribeau S, 2018. Seasonal shifts in the insect gut microbiome are concurrent with changes in cold tolerance and immunity. *Functional Ecology*, 32(10): 2357–2368.
- Fiteni E, Durand K, Gimenez S, Meagher RL, Legeai F, Kergoat GJ, Nègre N, d'Alençon E, Nam K, 2022. Host-plant adaptation as a driver of incipient speciation in the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*). *BMC Ecology and Evolution*, 22(1): 133.
- Fitzpatrick SM, McNeil JN, 2012. Male scent in Lepidopteran communication: The role of male pheromone in mating behaviour of *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 120(S146): 131–151.
- Gichuhi J, Sevgan S, Khamis F, Van den Berg J, du Plessis H, Ekesi S, Herren JK, 2020. Diversity of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* and their gut bacterial community in Kenya. *PeerJ*, 8: e8701.
- Groot AT, Marr M, Heckel DG, SchÄfl G, 2010. The roles and interactions of reproductive isolation mechanisms in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Ecological Entomology*, 35(S1): 105–118.
- Groot AT, Marr M, Schöfl G, Lorenz S, Svatos A, Heckel DG, 2008. Host strain specific sex pheromone variation in *Spodoptera frugiperda*. *Frontiers in Zoology*, 5(1): 20.
- Guo Z, Jin R, Guo Z, Cai T, Zhang Y, Gao J, Huang G, Wan H, He S, Xie Y, Li J, Ma K, 2022. Insecticide susceptibility and mechanism of *Spodoptera frugiperda* on different host plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70(36): 11367–11376.
- Hay-Roe MM, Meagher RL, Nagoshi RN, 2011. Effects of cyanogenic plants on fitness in two host strains of the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*). *Journal of Chemical Ecology*, 37(12): 1314–1322.
- Hay-Roe MM, Meagher RL, Nagoshi RN, 2013. Effect of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strain and diet on oviposition and development of the parasitoid *Euplectrus platyhyphenae* (Hymenoptera: Eulophidae). *Biological Control*, 66(1): 21–26.
- Ingber DA, Mason CE, Flexner L, 2018. Cry1 Bt susceptibilities of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Journal of Economic Entomology*, 111(1): 361–368.
- Jiang J, Huang B, Wu Q, Li S, Gu J, Huang L, 2023. Identification of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and its two host strains in China by PCR-RFLP. *Journal of Economic Entomology*, 116(3): 983–992.
- Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Song LL, 2019. Advances in migration and monitoring techniques of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Plant Protection*, 45(1): 12–18. [江幸福, 张蕾, 程云霞, 宋琳琳, 2020. 草地贪夜蛾迁飞行为与监测技术研究进展. *植物保护*, 45(1): 12–18.]
- Jiang Y, Zhang Y, Zhou X, Hong X, Chen L, 2022. Population genetics reveal multiple independent invasions of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in China. *Bulletin of Entomological Research*, 112(6): 796–806.
- Jing TZ, Qi FH, Wang ZY, 2020. Most dominant roles of insect gut bacteria: Digestion, detoxification, or essential nutrient provision? *Microbiome*, 8(1): 38.
- Kost S, Heckel DG, Yoshido A, Marec F, Groot AT, 2016. A Z-linked sterility locus causes sexual abstinence in hybrid females and facilitates speciation in *Spodoptera frugiperda*. *Evolution*, 70(6): 1418–1427.
- Li C, Song Y, Li L, Tessnow AE, Zhu J, Guan X, Guo W, Cui H, Lu Z, Lv S, Yu Y, Men X, 2022. Two microsatellite types within NAD6 gene help to distinguish populations and infer the migratory route of the invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, (Lepidoptera, Noctuidae) in China. *Journal of Economic Entomology*, 115(5): 1409–1416.
- Li YP, Li M, Liu HH, Xiao Q, Li XY, 2020. Occurrence and control of *Spodoptera frugiperda* in early sowing wheat field in northern Jiangsu province. *Plant Protection*, 46(2): 212–215. [李艳朋, 李猛, 刘鸿恒, 肖琦, 李秀钰, 2020. 草地贪夜蛾在江苏北部早

- 播麦田的发生与防治. 植物保护, 46(2): 212–215.]
- Lima ER, McNeil JN, 2009. Female sex pheromones in the host races and hybrids of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 19(1): 29–36.
- Liu H, Lan T, Fang D, Gui F, Wang H, Guo W, Cheng X, Chang Y, He S, Lyu L, Sahu SK, Cheng L, Li H, Liu P, Fan G, Liu T, Hao R, Lu H, Chen B, Zhu S, Lu Z, Huang F, Dong W, Dong Y, Kang L, Yang H, Sheng J, Zhu Y, Liu X, 2019. Chromosome level draft genomes of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest in China. *bioRxiv*, Doi:10.1101/671560.
- Loto FdV, Carrizo AE, Romero CM, Baigori MD, Pera LM, 2019. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains from northern Argentina: Esterases, profiles, and susceptibility to *Bacillus thuringiensis* (Bacillales: Bacillaceae). *The Florida Entomologist*, 102(2): 347–352.
- Lu YJ, Adang MJ, Isenhour DJ, Kochert GD, 1992. RFLP analysis of genetic variation in North American populations of the fall armyworm moth *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Molecular Ecology*, 1(4): 199–208.
- Malausa T, Bethenod MT, Bontemps A, Bourguet D, Cornuet JM, Ponsard S, 2005. Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer. *Science*, 308(5719): 258–260.
- Meagher RL, Gallo-Meagher M, 2003. Identifying host strains of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Florida using mitochondrial markers. *Florida Entomologist*, 86(4): 450–455.
- Meagher RL, Nagoshi RN, 2004. Population dynamics and occurrence of *Spodoptera frugiperda* host strains in southern Florida. *Ecological Entomology*, 29(5): 614–620.
- Meagher RL, Nagoshi RN, 2012. Differential feeding of fall armyworm Lepidoptera (Lepidoptera: Noctuidae) host strains on meridic and natural diets. *Annals of the Entomological Society of America*, 105(3): 462–470.
- Meagher RL, Nagoshi RN, Stuhl CJ, 2011. Oviposition choice of two fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Journal of Insect Behavior*, 24(5): 337–347.
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Sousa-Silva JC, Paula-Moraes SV, Peterson JA, Hunt TE, 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology*, 26(2): 286–300.
- Murad NF, Silva-Brandão KL, Brandão MM, 2021. Mechanisms behind polyphagia in a pest insect: Responses of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) strains to preferential and alternative larval host plants assessed with gene regulatory networks. *BBA-Gene Regulatory Mechanisms*, 1864(3): 194687.
- Nagoshi KL, Allan SA, Meagher RL, 2020. Assessing the use of wing morphometrics to identify fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in field collections. *Journal of Economic Entomology*, 113(2): 800–807.
- Nagoshi RN, 2010. The fall armyworm triose phosphate isomerase (*Tpi*) gene as a marker of strain identity and interstrain mating. *Annals of the Entomological Society of America*, 103(2): 283–292.
- Nagoshi RN, 2012. Improvements in the identification of strains facilitate population studies of fall armyworm subgroups. *Annals of the Entomological Society of America*, 105(2): 351–358.
- Nagoshi RN, 2022. Observations of genetic differentiation between the fall armyworm host strains. *PLoS ONE*, 17(11): e0277510.
- Nagoshi RN, Adamczyk JJ, Meagher RL, Gore J, Jackson R, 2007a. Using stable isotope analysis to examine fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in a cotton habitat. *Journal of Economic Entomology*, 100(5): 1569–1576.
- Nagoshi RN, Fleischer S, Meagher RL, 2017. Demonstration and quantification of restricted mating between fall armyworm host strains in field collections by SNP comparisons. *Journal of Economic Entomology*, 110(6): 2568–2575.
- Nagoshi RN, Meagher RL, 2004. Seasonal distribution of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in agricultural and turf grass habitats. *Environmental Entomology*, 33(4): 881–889.
- Nagoshi RN, Meagher RL, 2008. Review of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) genetic complexity and migration. *Florida Entomologist*, 91(4): 546–554.
- Nagoshi RN, Meagher RL, 2016. Using intron sequence comparisons in the triose-phosphate isomerase gene to study the divergence of the fall armyworm host strains. *Insect Molecular Biology*, 25(3): 324–337.
- Nagoshi RN, Meagher RL, 2022. The *Spodoptera frugiperda* host strains: What they are and why they matter for understanding and controlling this global agricultural pest. *Journal of Economic Entomology*, 115(6): 1729–1743.
- Nagoshi RN, Meagher RL, Jenkins DA, 2010. Puerto Rico fall armyworm has only limited interactions with those from Brazil or Texas but could have substantial exchanges with Florida populations. *Journal of Economic Entomology*, 103(2): 360–367.
- Nagoshi RN, Murua MG, Hay-Roe M, Juarez ML, Willink E, Meagher RL, 2012. Genetic characterization of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 105(2): 418–428.
- Nagoshi RN, Silvie P, Meagher RL, Lopez J, Machado V, 2007b. Identification and comparison of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Brazil, Texas, and Florida. *Annals of*

- the *Entomological Society of America*, 100(3): 394–402.
- Nascimento AM, Assis FA, Moraes JC, Souza BHS, 2018. Silicon application promotes rice growth and negatively affects development of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Journal of Applied Entomology*, 142(1/2): 241–249.
- Ndung'u KE, Khamis FM, Ajene IJ, Mbogo KO, Akutse KS, 2023. *Spodoptera frugiperda* population structure and influence of farmers' practices on gut biodiversity for sustainable management of the pest in Kenya. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11: 1235558.
- Nuambote-Yobila O, Musyoka B, Njuguna E, Bruce AY, Khamis F, Subramanian S, Marion-Poll F, Calatayud PA, 2022. Influence of Si in maize plants in Kenyan populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Phytoparasitica*, 50(5): 1025–1032.
- Oliveira NC, Phelan L, Labate CA, Cònsoli FL, 2022. Non-targeted metabolomics reveals differences in the gut metabolic profile of the fall armyworm strains when feeding different food sources. *Journal of Insect Physiology*, 139(1): 104400.
- Oliveira NCd, Cònsoli FL, 2023. Dysbiosis of the larval gut microbiota of *Spodoptera frugiperda* strains feeding on different host plants. *Symbiosis*, 89(2): 197–211.
- Pashley DP, 1988. Quantitative genetics, development, and physiological adaptation in host strains of fall armyworm. *Evolution*, 42(1): 93–102.
- Pashley DP, Hammond AM, Hardy TN, 1992. Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 85(4): 400–405.
- Pashley DP, Hardy TN, Hammond AM, 1995. Host effects on developmental and reproductive traits in fall armyworm strains (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 88(6): 748–755.
- Pashley DP, Martin JA, 1987. Reproductive incompatibility between host strains of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 80(6): 731–733.
- Pashley DP, Quisenberry SS, Jamjanya T, 1987. Impact of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains on the evaluation of bermuda grass resistance. *Journal of Economic Entomology*, 80(6): 1127–1130.
- Ponsard S, Bethenod MT, Bontemps A, Pélozuelo L, Souqual MC, Bourguet D, 2004. Carbon stable isotopes: A tool for studying the mating, oviposition, and spatial distribution of races of European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, among host plants in the field. *Canadian Journal of Zoology*, 82(7): 1177–1185.
- Popham HJR, Rowley DL, Harrison RL, 2021. Differential insecticidal properties of *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus isolates against corn-strain and rice-strain fall armyworm, and genomic analysis of three isolates. *Journal of Invertebrate Pathology*, 183(1): 107561.
- Rios-Diez JD, Saldamando-Benjumea CI, 2011. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains from central Colombia to two insecticides, methomyl and lambda-cyhalothrin: A study of the genetic basis of resistance. *Journal of Economic Entomology*, 104(5): 1698–1705.
- Rios-Diez JD, Siegfried B, Saldamando-Benjumea CI, 2012. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains from central Colombia to Cry1Ab and Cry1Ac entotoxins of *Bacillus thuringiensis*. *Southwestern Entomologist*, 37(3): 281–293.
- Schofl G, Dill A, Heckel DG, Groot AT, 2011. Allochronic separation versus mate choice: nonrandom patterns of mating between fall armyworm host strains. *American Naturalist*, 177(4): 470–485.
- Schofl G, Heckel DG, Groot AT, 2009. Time-shifted reproductive behaviours among fall armyworm (Noctuidae: *Spodoptera frugiperda*) host strains: evidence for differing modes of inheritance. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(7): 1447–1459.
- Shao Y, Chen B, Sun C, Ishida K, Hertweck C, Boland W, 2017. Symbiont-derived antimicrobials contribute to the control of the Lepidopteran gut microbiota. *Cell Chemical Biology*, 24(1): 66–75.
- Silva-Brandão KL, Horikoshi RJ, Bernardi D, Omoto C, Figueira A, Brandao MM, 2017. Transcript expression plasticity as a response to alternative larval host plants in the speciation process of corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda*. *BMC Genomics*, 18(1): 792.
- Silva-Brandão KL, Murad NF, Peruchi A, Martins CHZ, Omoto C, Figueira A, Brandão MM, Trigo JR, 2021. Transcriptome differential co-expression reveals distinct molecular response of fall-armyworm strains to DIMBOA. *Pest Management Science*, 77(1): 518–526.
- Sparks AN, 1979. A review of the biology of the fall armyworm. *The Florida Entomologist*, 62(2): 82–87.
- Stuhl CJ, Meagher RL, Nagoshi RN, 2008. Genetic variation in neonate behavior of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomologist*, 91(2): 151–158.
- Sun XX, Hu CX, Jia HR, Wu QL, Shen XJ, Zhao SY, Jiang YY, Wu KM, 2021. Case study on the first immigration of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* invading into China. *Journal of*

- Integrative Agriculture*, 20(3): 664–672.
- Tang YL, Gu RC, WuYY, Zou XM, Zhang Z, Niu XH, Wang ZL, Chen J, Li T, Li CF, Wei JH, Pan GQ, Zhou ZY, 2019. Biotypic identification of the population of *Spodoptera frugiperda* that migrated to Chongqing area. *Journal of Southwest University (Natural Science)*, 41(7): 1–7. [唐运林, 顾偲铤, 吴燕燕, 邹祥明, 张桢, 牛小慧, 王泽乐, 陈洁, 李田, 李春峰, 韦俊宏, 潘国庆, 周泽扬, 2019. 入侵重庆地区的草地贪夜蛾种群生物型鉴定. 西南大学学报(自然科学版), 41(7): 1–7.]
- Tay WT, Meagher RL, Czapak C, Groot AT, 2023. *Spodoptera frugiperda*: Ecology, evolution, and management options of an invasive species. *Annual Review of Entomology*, 68(1): 299–317.
- Tessnow AE, Raszick TJ, Porter P, Sword GA, 2022. Patterns of genomic and allochronic strain divergence in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *Ecology of Evolution*, 12(3): e8706.
- Thomas Y, Bethenod MT, Pelozuelo L, Frérot B, Bourguet D, 2003. Genetic isolation between two sympatric host-plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. I. sex pheromone, moth emergence timing, and parasitism. *Evolution*, 57(2): 261–273.
- Unbehend M, Hanniger S, Meagher RL, Heckel DG, Groot AT, 2013. Pheromonal divergence between two strains of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 39(3): 364–376.
- Veenstra KH, Pashley DP, Ottea JA, 1995. Host-plant adaptation in fall armyworm host strains: comparison of food consumption, utilization, and detoxication enzyme activities. *Annals of the Entomological Society of America*, 88(1): 80–91.
- Wang H, Zhao R, Gao J, Zhang L, Zhang S, Liang P, Gao X, Gu S, 2023. Genetic architecture and insecticide resistance in Chinese populations of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Pest Science*, 96(4): 1595–1610.
- Wang L, Chen KW, Zhong GH, Xian JD, He XF, Lu YY, 2019. Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith). *Journal of Environmental Entomology*, 41(3): 479–487. [王磊, 陈科伟, 钟国华, 洗继东, 何晓芳, 陆永跃, 2019. 重大入侵害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨. 环境昆虫学报, 41(3): 479–487.]
- Westbrook JK, Nagoshi RN, Meagher RL, Fleischer SJ, Jairam S, 2016. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. *International Journal of Biometeorology*, 60(2): 255–267.
- Whitford F, Quisenberry SS, Riley TJ, Lee JW, 1988. Oviposition preference, mating compatibility, and development of two fall armyworm strains. *The Florida Entomologist*, 71(3): 234–243.
- Wu KM, 2020. Management strategies of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in China. *Plant Protection*, 46(2): 1–5. [吴孔明, 2020. 中国草地贪夜蛾的防控策略. 植物保护, 46(2): 1–5.]
- Xu LN, Hu BJ, Su XY, Qi RD, Su WH, Qiu K, Zhou ZY, Zheng ZY, Zhang QY, Hu F, Wang ZY, 2019. Genetic analysis of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* invaded in Anhui province. *Plant Protection*, 45(5): 47–53. [徐丽娜, 胡本进, 苏贤岩, 戚仁德, 苏卫华, 邱坤, 周子燕, 郑兆阳, 张启勇, 胡飞, 王振营, 2019. 入侵安徽省草地贪夜蛾的遗传分析. 植物保护, 45(5): 47–53.]
- Yang JJ, Tao YQ, Liu Q, Zheng ZW, Zhou HZ, 2020. Rice seedlings damaged by the fall armyworm in Wuxue, Hebei province. *China Plant Protection*, 40(12): 44–45. [杨俊杰, 陶亚群, 刘芹, 郑在武, 周华众, 2020. 湖北武穴发现草地贪夜蛾为害水稻秧苗. 植物保护导刊, 40(12): 44–45.]
- Zhang L, Jin MH, Zhang DD, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT, 2019. Molecular identification of invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province. *Plant Protection*, 45(2): 19–24. [张磊, 靳明辉, 张丹丹, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛, 2019. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定. 植物保护, 45(2): 19–24.]
- Zhang L, Li ZY, Peng Y, Liang XY, Wilson K, Chipabika G, Karangwa P, Uzayisenga B, Mensah BA, Kachigamba DL, Xiao YT, 2023. Global genomic signature reveals the evolution of fall armyworm in the eastern hemisphere. *Molecular Ecology*, 32(20): 5463–5478.