



曾智, 贺华良, 邱林, 李有志, 丁文兵. 草地贪夜蛾幼虫耐饥力及饥饿对其生长发育和繁殖的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (1): 11–17.

草地贪夜蛾幼虫耐饥力及饥饿对其生长发育和繁殖的影响

曾 智¹, 贺华良^{1,2}, 邱 林^{1,2}, 李有志^{1,2}, 丁文兵^{1*}

(1. 湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128; 2. 植物病虫害生物学与防控湖南省重点实验室, 长沙 410128)

摘要: 本文旨在明确草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 幼虫耐饥力及饥饿处理对其生长发育、繁殖力的影响。选取初孵幼虫 (幼虫孵化 1 h 内)、2、4、6、8 和 10 日龄的幼虫进行饥饿处理, 测定存活率和存活时间分析其耐饥力; 进一步选取 8 日龄幼虫分别饥饿 1、2、3 和 4 d 后再复食, 分别统计和分析饥饿胁迫对其幼虫历期、化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量的影响。结果显示: (1) 初孵至 8 日龄幼虫在饥饿处理过程中全部死亡, 其中 2~8 日龄幼虫耐饥力随虫龄增大而增强, 8 日龄幼虫耐饥力平均存活时间可达 5.70 d; (2) 10 日龄幼虫在饥饿处理过程中, 有 68.3% 的个体化蛹, 幼虫历期与正常饲养的幼虫历期基本吻合, 而其化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量均显著降低; (3) 对 8 日龄幼虫饥饿不同时长胁迫后复食处理, 幼虫可恢复生长繁殖, 但各处理组幼虫历期延长, 单雌产卵量较对照均显著降低, 各处理的单雌产卵量均在 300 粒以上。研究结果可为该虫的扩散转移和科学防治提供一定理论依据。

关键词: 草地贪夜蛾; 耐饥力; 饥饿化蛹; 复食; 繁殖力

中图分类号: Q965; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2022) 01-0011-07

Starvation tolerance and effects of starvation on growth, development and reproduction of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*

ZENG Zhi¹, HE Hua-Liang^{1,2}, QIU Lin^{1,2}, LI You-Zhi^{1,2}, DING Wen-Bing^{1*} (1. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. Hunan Provincial Key Laboratory for Biology and Control of Plant Diseases and Insect Pests, Changsha 410128, China)

Abstract: The aim of this study is focus on the starvation tolerance of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) larvae and the effect of refeeding after starvation on its development and reproduction. The initial larva (within 1 hour after hatching), 2, 4, 6, 8 and 10-day-old larvae were selected for a starvation treatment, and the endurance with starvation was measured by the survival time. Moreover, the 8-day-old larvae were selected for a hunger treatment with 1, 2, 3 and 4 days and then refed, respectively. The larval period, pupation rate, pupation weight, emergence rate and egg-laying number per female were tracked and analyzed. The results showed that all the larvae ages of 8-day-old and below died during starvation, and the starvation tolerance of these larvae increased with the increase of the age of larvae from the 2-day-old. The average survival time of the 8-day-old larvae reached 5.70 days under the starvation conditions. However, in the course of starvation, 68.3% of the 10-day-old larvae pupated, the larval period was

基金项目: 湖南省科技厅重点研发计划项目 (2020NK2034)

作者简介: 曾智, 男, 1996 年生, 江西赣州人, 在读硕士生, 主要从事农业昆虫与害虫防治研究, E-mail: 3300258363@qq.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 丁文兵, 男, 博士, 副教授, 主要研究方向为农业昆虫与害虫防治、植物源农药, E-mail: dingwenb119@hunau.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-12-22; 接受日期 Accepted: 2021-01-19

basically the same as that of normal rearing, and the pupation rate, pupation weight, emergence rate and single female spawning amount of these survived larvae decreased significantly. The growth and reproduction of the starved 8-day-old larvae could be resumed after refeeding, but the larva period in each treatment group was prolonged, and the number of single female oviposition was decreased compared with the control group, while the number of single female oviposition in each treatment was more than 300. The results can provide a theoretical basis for the spread and scientific control of *Spodoptera frugiperda*.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; starvation tolerance; starvation pupation; refeeding; reproduction

昆虫的变态发育除受内部遗传因素控制外, 也受环境因子的影响(丛林等, 2015)。食物作为昆虫主要的环境因素之一, 可影响个体的生长发育和繁殖。食物短缺是昆虫幼虫阶段普遍存在的一种生存胁迫。不同昆虫的耐饥性不同, 不同昆虫饥饿后复食对其生长发育和繁殖的影响也有所不同。苹果绵蚜 *Eriosoma lanigerum* 在饥饿条件下的存活率随饥饿时间的延长而降低, 呈初期缓慢、中间较快、后期缓慢的下降趋势, 其中 4 龄若蚜的耐饥饿能力最强(陈建建等, 2013); 美国白蛾 *Hyphantria cunea* 约 70% 的老熟幼虫因饥饿提前化蛹, 长时间饥饿后复食仍可继续发育进而繁殖(鞠珍等, 2008); 黑水虻 *Hermetia illucens* 7 日龄幼虫的耐饥力较强, 饥饿 30 d 时存活率仍然达到了 95%, 饥饿幼虫复食后预蛹重显著增加(邓文辉等, 2019)。以上与饥饿相关的昆虫生物学特性的研究结果, 为害虫的防治开展、预测预报和益虫开发利用等方面提供了重要参考。

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), 隶属于鳞翅目 *Lepidoptera* 夜蛾科 *Noctuidae* 灰翅夜蛾属 *Spodoptera* (Todd & Poole, 2018), 原产于美洲热带和亚热带地区, 其幼虫可为害玉米、水稻、高粱、甘蔗, 以及野生杂草和种植牧草等 350 多种植物(Montezano *et al.*, 2018; Prasanna *et al.*, 2018)。该虫是一种迁飞性的重大害虫, 自 2019 年 1 月被发现入侵我国以来, 已成为威胁我国粮食安全的重大害虫(王磊等, 2019)。草地贪夜蛾具有繁殖力强、适应性广、暴发性为害、扩散蔓延迅速等特点(何莉梅等, 2019)。草地贪夜蛾幼虫数量众多时, 大量幼虫集体在田间爬行, 暴食沿途作物, 行军般地转移取食, 由此得名“行军虫”(孔德英等, 2019)。成虫通过迁飞进行远距离入侵传播, 而国际贸易、交通运输、人员货物往来等也是草地贪夜蛾传播的潜在途径(邱良妙等, 2019)。因此, 草地贪夜蛾迁入玉米零碎种植区后幼虫暴发或在远距离运

输过程中夹带幼虫, 其都会面临由于食物短缺导致的饥饿过程。而草地贪夜蛾幼虫耐饥力如何, 幼虫在生长过程中经历饥饿胁迫对后续发育和繁殖有哪些影响, 目前尚无研究报道。本文旨在明确草地贪夜蛾幼虫的耐饥力, 及幼虫饥饿胁迫后复食对其生长发育和繁殖力的影响, 为草地贪夜蛾幼虫的扩散转移和科学防治提供一定理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

草地贪夜蛾种群于 2019 年 5 月采于湖南省郴州市。成虫产卵后, 收集卵块, 待卵孵化后, 用细狼毫笔挑至饲养盒(直径 18.5 cm, 高 11.5 cm, 盖子中央挖空, 并粘上网纱)内用新鲜玉米叶进行饲养。在饲养过程中, 每天上午转移幼虫至新鲜玉米叶片上。为减少其自相残杀, 4 日龄时将幼虫挑出, 80 头/盒进行饲养; 8 日龄时将幼虫挑至塑料培养皿(直径 9.0 cm、高 1.5 cm)内单头饲养直至化蛹。待成虫羽化后饲喂 10% 蜂蜜水补充营养, 产卵后收集卵块。卵、幼虫、蛹和成虫均饲养于人工气候培养箱内(温度 $26 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 $65\% \pm 5\%$ 、光周期 16 L: 8 D、光照强度 12 000 lx)培养。

1.2 试验方法

1.2.1 不同日龄幼虫的耐饥力

选取草地贪夜蛾初孵幼虫(幼虫孵化 1 h 内)、生长发育相近的 2、4、6、8 和 10 日龄幼虫进行饥饿处理, 40 头为 1 重复, 每日龄设 4 个重复。初孵幼虫和 2 日龄幼虫虫体较小, 为防止幼虫逃逸, 将相应幼虫挑至灭菌的培养皿后, 每皿 20 头用消毒纸巾和橡皮筋扎紧; 4 日龄及后续幼虫耐饥实验, 均将幼虫单头挑出置于培养皿中进行饥饿处理。每隔 6 h 统计饥饿幼虫存活情况, 并移除死亡个体(细狼毫笔轻触虫体, 虫体不动者判为死亡), 直至各处理幼虫全部死亡。

1.2.2 10 日龄幼虫饥饿对其生长发育和繁殖力的影响

本实验室前期试验发现大部分 10 日龄幼虫在饥饿胁迫过程中也能化蛹, 因此本次试验对其进行跟踪测定饥饿对其生长发育和繁殖力的影响。每隔 1 d 观察其化蛹的时间, 统计其幼虫历期, 并对其化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量进行统计分析。单雌产卵量参照王世英等 (2019) 的方法进行统计: 将待羽化的蛹放置于 A4 纸对折制成的纸筒中 (直径 9 cm、高 10.5 cm), 两端盖上塑料培养皿, 每个处理放置 1 头雄虫和 1 头雌虫, 每处理 10 个重复, 每个纸筒中放置装有足量 10% 蜂蜜水饲喂, 统计草地贪夜蛾的产卵情况。

1.2.3 幼虫饥饿后复食对其生长发育和繁殖力的影响

幼虫饲养至 8 日龄后将幼虫单头挑至培养皿中, 分别设置饥饿时长为 0 (正常饲养, 作为对照 CK)、1、2、3 和 4 d。挑取各饥饿处理后仍存活的幼虫, 再用玉米叶继续饲养直至幼虫化蛹, 30 头为 1 重复, 每饥饿时长设 3 个重复。蛹的处理等同上节所述, 分别统计其幼虫历期、化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量。

1.3 数据处理及统计分析

数据统计以平均值和标准误表示, 两组数据间比较用 SPSS 20.0 软件进行配对样本 t 检验; 多组数据比较用 Duncan's 新复极差统计法进行显著性差异分析; 图形用 Graphpad Prism 8.0 软件进行绘制。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾幼虫的耐力

不同日龄草地贪夜蛾幼虫在饥饿状态下的存活时间差异显著 ($P < 0.01$) (图 1)。初孵幼虫 (注: 图中均用 0 日龄表示)、2、4、6 和 8 日龄幼虫饥饿平均存活时间分别为 1.78、1.54、2.66、3.18 和 5.70 d。初孵幼虫饥饿下的平均存活时间 (1.78 d) 略高于 2 日龄幼虫饥饿下的平均存活时间 (1.54 d), 两者没有显著差异; 2、4、6 和 8 日龄幼虫随着日龄的增大, 其饥饿下的平均存活时间相应增长, 差异显著。

不同日龄草地贪夜蛾幼虫随着饥饿时长的不

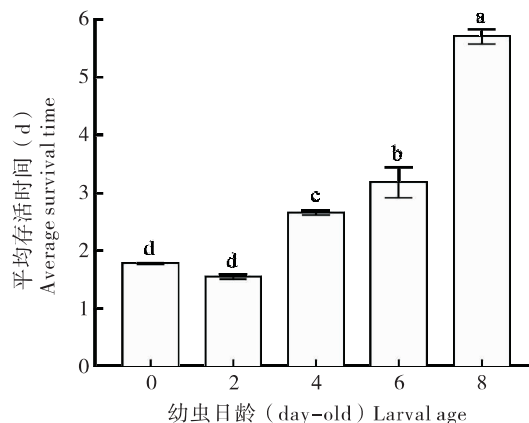


图 1 不同日龄草地贪夜蛾幼虫在饥饿条件下的平均存活时间

Fig. 1 Average longevity of *Spodoptera frugiperda* larvae of different day-old under starvation

同, 其存活率变化不同 (图 2)。初孵幼虫、2、4、6 和 8 日龄幼虫在饥饿过程中开始出现死亡的时间分别为饥饿后的第 1.50、1.25、2.00、2.00 和 3.75 天, 全部死亡的时间分别为饥饿后的第 2.00、2.50、3.75、5.00 和 8.50 天。

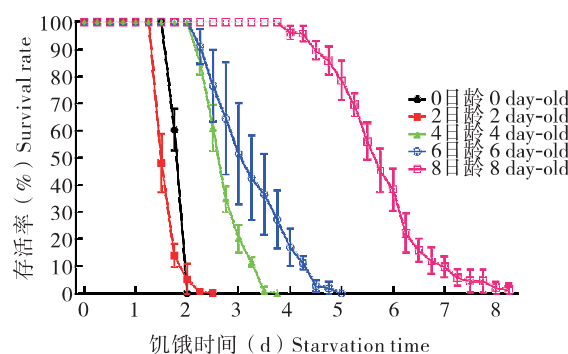


图 2 不同日龄草地贪夜蛾幼虫随饥饿时间延长的存活率曲线

Fig. 2 Survival rate of different day-old larvae of *Spodoptera frugiperda* under different starvation treatments

2.2 饥饿对 10 日龄草地贪夜蛾幼虫生长发育和繁殖力的影响

对 10 日龄草地贪夜蛾幼虫进行饥饿处理, 有 68.3% 的幼虫会在饥饿过程中化蛹 (图 3)。饥饿处理和正常饲养的幼虫化蛹时间大部分都在 14 日龄时。0.6% 的 10 日龄饥饿幼虫在 12 日龄时化蛹, 此时正常饲养的幼虫均未开始化蛹; 24.4% 的饥饿幼虫在 13 日龄时化蛹, 正常饲养的幼虫化蛹率为 5.6%; 到 14 日龄时饥饿幼虫化蛹率达到

63.1%，正常饲养的幼虫化蛹率为 93.3%；当幼虫到 15 日龄时化蛹率达到最大值为 68.3%，正常饲养的幼虫化蛹率也达到最大值为 96.7%。可以看出，10 日龄草地贪夜蛾幼虫在饥饿过程中的幼虫历期与正常饲养的幼虫历期基本吻合。

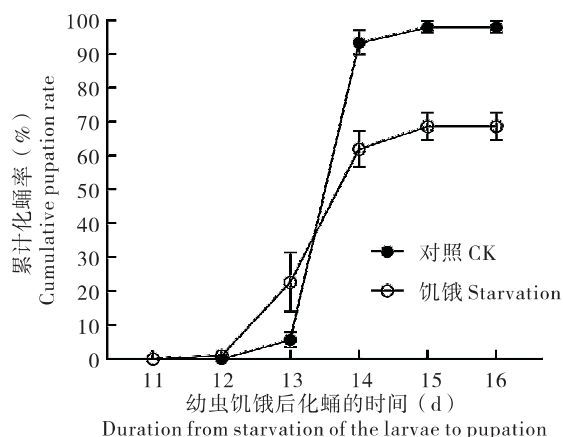


图 3 10 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿累计化蛹率

Fig. 3 Cumulative pupation rate of the 10 day-old larvae of *Spodoptera frugiperda* after starvation

10 日龄草地贪夜蛾幼虫在饥饿过程中化蛹，其化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量较对照均有显著差异（表 1）。饥饿处理的草地贪夜蛾，其化蛹率（68.3%）、蛹重（0.093 g）、羽化率（60.0%）和单雌产卵量（318.4 粒）较对照指标均显著降低。此外可看出，10 日龄幼虫能够较好地应对饥饿生境，虽然存活率、化蛹率、羽化率、产卵率有所降低，但仍维持较高水平。

2.3 8 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿后复食对其生长发育和繁殖的影响

8 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿 1~4 d 后复食，其幼虫历期受饥饿时长影响，化蛹时幼虫日龄动

态结果见图 4。8 日龄幼虫饥饿后复食，幼虫历期都较正常饲养组有所增长。正常饲养组和饥饿 1、2、3、4 d 复食组开始化蛹时幼虫的日龄分别是 13、15、17、19 和 18 日龄，达到最大累计化蛹率分别是在 15、18、20、23 和 22 日龄。此外，从图 4 可以看出，饥饿 4 d 后复食组比饥饿 3 d 后复食组幼虫历期相对缩短。

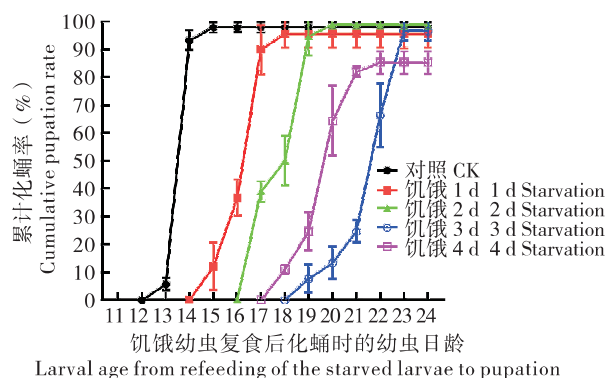


图 4 8 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿及复食后的累计化蛹率

Fig. 4 Cumulative pupation rate of the 8 day-old larvae of *Spodoptera frugiperda* after starvation and refeeding

8 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿后复食对其化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量的影响见表 2。饥饿 1~3 d 的化蛹率与对照差异不显著，其化蛹率都在 90% 以上，饥饿 4 d 化蛹率（82.2%）较对照显著降低；饥饿 1 d 后复食其蛹重（0.213 g）显著增加，饥饿 2~4 d 其蛹重与对照相比无明显差异；饥饿 1~3 d 其羽化率差异不显著，饥饿 4 d 羽化率（74.4%）较对照显著降低；饥饿 1~4 d 处理间单雌产卵量没有显著性差异，但与对照相比均显著降低。

表 1 饥饿处理对 10 日龄草地贪夜蛾幼虫化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量的影响

Table 1 Effect of starvation on pupation rate, pupation weight, eclosion rate and egg production of the 10 day-old larvae of *Spodoptera frugiperda*

处理 Treatment	总虫数 (头) Total number	化蛹率 (%) Pupation rate	蛹重 (g) Pupation weight	羽化率 (%) Eclosion rate	单雌产卵量 (粒) Egg production
对照 CK	90	96.7 ± 3.3	0.197 ± 0.006	92.2 ± 3.8	648.9 ± 80.0
饥饿 Starvation	120	68.3 ± 5.5*	0.093 ± 0.004*	60.0 ± 7.5*	318.4 ± 24.4*

注：表中数据为平均值 ± 标准误，采用配对样本 *t* 检验进行比较，差异显著 (* $P < 0.05$)。Note: Data in the table were mean ± SE. Indicated significant difference (* $P < 0.05$) by paired-samples *t* test.

表 2 8 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿不同时间后复食对其化蛹率、蛹重、羽化率和单雌产卵量的影响
Table 2 Effect of starvation for different days before refeeding on pupation rate , pupation weigh ,
eclosion rate and egg production of the 8 day-old larvae of *Spodoptera frugiperda*

饥饿胁迫时间 (d) Duration of starvation	总虫数 (头) Total number	化蛹率 (%) Pupation rate	蛹重 (g) Pupation weight	羽化率 (%) Eclosion rate	单雌产卵量 (粒) Egg production
0 (CK)	90	96. 7 ± 3. 3 a	0. 197 ± 0. 006 bc	92. 2 ± 3. 8 a	648. 9 ± 80. 0 a
1	90	95. 0 ± 5. 0 a	0. 213 ± 0. 011 a	92. 2 ± 5. 1 a	364. 9 ± 80. 4 b
2	90	98. 0 ± 2. 0 a	0. 210 ± 0. 000 ab	93. 3 ± 3. 3 a	329. 2 ± 56. 3 b
3	90	95. 6 ± 1. 9 a	0. 190 ± 0. 000 c	87. 8 ± 5. 1 a	327. 7 ± 70. 1 b
4	90	82. 2 ± 1. 9 b	0. 197 ± 0. 012 bc	74. 4 ± 6. 9 b	334. 3 ± 84. 8 b

注: 表中数据为平均值 ± 标准误, 同列不同小写字母表示采用 Duncan’s 新复极差统计法进行比较, 差异显著 ($P < 0. 05$) 。
Note: Data in the table were mean ± SE. Different letters in each column indicated significant difference ($P < 0. 05$) by Duncan’s multiple range tests.

3 结论与讨论

在本研究中, 26℃ 饲养下草地贪夜蛾幼虫共有 6 个龄期, 幼虫历期为 14 d 左右, 12 日龄时部分幼虫已经发育为老熟幼虫。试验设计中幼虫采用日龄取样, 为更好的适用于田间等情况, 根据对幼虫所蜕头壳的观察, 本试验中幼虫日龄与龄期的对应关系如下: 初孵幼虫处于 1 龄幼虫期, 其中 2、4、6、8 和 10 日龄幼虫也分别处于其 2、3、4、5 和 6 龄幼虫期, 为便于讨论分析, 后文仍用幼虫日龄表示。

食物短缺是昆虫幼虫阶段经常会遭遇的逆境之一。如果长期缺乏食物, 会影响昆虫的生长发育、繁殖, 甚至导致昆虫死亡。而耐饥饿特性是昆虫长期适应自然的结果 (Rotkopf *et al.* , 2013; 常菊花, 2015) 。不同昆虫或处于不同发育阶段的同种昆虫对食物缺乏表现出不同的适应机制 (Nijhout , 2008; 丛林等, 2015) 。本研究结果表明, 在饥饿条件下, 初孵幼虫饥饿后的平均存活时间为 1. 78 d, 略高于 2 日龄幼虫平均存活时间, 幼虫孵化后吃掉卵壳 (赵胜园等, 2019) , 这可能作为最初的营养, 使其耐饥力相对增强。2 ~ 8 日龄幼虫饥饿后的平均存活时间随日龄增大而增长, 约有 10% 的 8 日龄幼虫饥饿处理最长存活时间可达 7 d 以上, 但最终在饥饿过程中均全部死亡。这表明 8 日龄以内幼虫体内物质能量的积累还不足以支撑其完成世代, 这一时段如果遭遇食物短缺, 这对草地贪夜蛾幼虫存活是致命的。虽然自然条

件下很少能达到试验中饥饿的生境, 但饥饿可能导致草地贪夜蛾幼虫间相互残杀、攻击等情形 (王道通等, 2019) , 田间通过拒食剂结合玉米栽种期的调整制造饥饿条件或可有效压制草地贪夜蛾的种群数量。

昆虫在长期适应自然的进化过程中可通过个体代谢状态、行为等改变来维持自身存活以及种群数量 (Tang *et al.* , 2014; 张海平等, 2017) 。大多数昆虫, 通过缩短幼虫发育历期、羽化甚至迁飞等方式来应对不良环境的胁迫。如美国白蛾 *Hyphantria cunea* 在饥饿胁迫下, 幼虫可提前化蛹, 但显著降低了其羽化率、交配率和产卵量 (鞠珍等, 2008) ; 马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (Say) 在短时间营养缺乏时容易造成迁飞 (郭文超等, 2012) 。有少数昆虫则可通过减缓幼虫发育速率来等待食物恢复 (Yang *et al.* , 2015) 。本研究中, 对 10 日龄草地贪夜蛾幼虫饥饿处理后, 68. 3% 的幼虫可在饥饿处理过程中化蛹, 但蛹重、羽化率和单雌产卵量较对照均显著降低。此外, 这些化蛹个体的幼虫历期与正常饲养组基本一致, 并未观察到明显的提前化蛹或推迟化蛹情形, 这表明 10 日龄幼虫已达到化蛹的最低体重、能量储备阈值。

昆虫遭遇短暂的饥饿后又获复食, 也是自然生境的常见情形, 饥饿后复食也会对昆虫的生长和繁殖产生影响 (吕楠楠等, 2018; 邓文辉等, 2019) 。本研究中, 8 日龄草地贪夜蛾幼虫在持续饥饿处理过程中全部死亡, 而只给予 1 ~ 4 d 的短暂饥饿胁迫后再复食, 其可恢复生长和繁殖,

70% 以上幼虫能化蛹、羽化并产卵,但其幼虫历期较正常饲养组延长,单雌产卵量也较对照显著降低。这表明幼虫经历短时间饥饿对其生长繁殖也会产生一定的影响。值得注意的是,饥饿 4 d 复食组幼虫化蛹时间较饥饿 3 d 复食组相对提前,幼虫历期相对缩短。已有研究报道,饥饿胁迫会导致昆虫幼虫体内激素变化而提前化蛹,例如:橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 幼虫在饥饿胁迫条件下,通过提高胰岛素信号通路基因的转录水平使体内信号转导加强,也能通过提高蜕皮激素滴度,迫使幼虫提前化蛹,相应缩短幼虫期来应对不良环境胁迫(许抗抗,2014;丛林等,2015)。此外,侯秋莉(2018)研究发现干扰橘小实蝇脂动激素受体基因的表达会导致幼虫化蛹推迟,而注射脂动激素多肽可使幼虫提前化蛹。因此,在本研究中,饥饿 4 d 复食组幼虫化蛹时间较饥饿 3 d 复食组相对提前,是否与其体内这些相关激素水平改变有关,有待进一步研究。

草地贪夜蛾成虫自身具有较强的飞行扩散能力和季节性迁飞习性,以寻找适宜环境完成多个世代的繁殖(Early *et al.*, 2018; 吴秋琳等, 2019)。上述 10 日龄幼虫可在饥饿生境化蛹羽化,8 日龄幼虫经历一定时间饥饿后复食可恢复生长和繁殖,这种幼虫耐饥适应性均有利于其寻找新的适宜生境繁殖为害。

参考文献 (Reference)

- Chang JH. Calculation and comparison of evaluation index of insect starvation endurance-based on an example to calculate starvation endurance ability of *Nilaparvata lugens* nymphs at different instars [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2015, 43 (4): 129 - 131. [常菊花. 昆虫耐饥饿能力评估指标的计算与比较—以计算褐飞虱各龄若虫耐饥力为例 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43 (4): 129 - 131]
- Chen JJ, Li X, Xue ZG. Starvation endurance ability of *Eriosoma lanigerum* [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2013, 41 (11): 80 - 86, 92. [陈建建, 李鑫, 薛振国. 苹果绵蚜耐饥饿能力研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2013, 41 (11): 80 - 86, 92]
- Cong L, Jiang XZ, Yang WJ, *et al.* Identification of ecdysone synthesis pathway genes and analysis on the impact of food deprivation on larvae development of *Bactrocera dorsalis* Hendel [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48 (22): 4469 - 4482. [丛林, 蒋玄赵, 杨文佳, 等. 橘小实蝇蜕皮激素合成通路基因鉴定分析及饥饿对幼虫发育的影响 [J]. 中国农业科学, 2015, 48 (22): 4469 - 4482]
- Deng WH, Wu JY, Chen TY, *et al.* Starvation tolerance and biological characteristics after starvation and refeeding of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) larvae [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2019, 62 (4): 461 - 467. [邓文辉, 吴家园, 陈天阳, 等. 黑水虻幼虫的耐饥力及饥饿幼虫复食后的生物学特性 [J]. 昆虫学报, 2019, 62 (4): 461 - 467]
- Early R, Gonzalez - Moreno P, Murphy ST. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm [J]. *BioRxiv*, 2018, 40, 25 - 50.
- Guo WC, Tu EX, Guo LN, *et al.* Effects of different nutrients on flight capacity in Colorado potato beetles [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2012, 49 (3): 461 - 469. [郭文超, 吐尔逊, 郭利娜, 等. 营养对马铃薯甲虫迁飞能力的影响 [J]. 新疆农业科学, 2012, 49 (3): 461 - 469]
- He LM, Ge SS, Chen YC, *et al.* The developmental threshold temperature, effective accumulated temperature and prediction model of developmental duration of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (5): 18 - 26. [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]
- Hou QL. The Physiological Functions of Adipokinetic Hormone and Corazonin Signaling Systems in the Oriental Fruit Fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) [D]. Chongqing: Southwest University, 2018. [侯秋莉. 桔小实蝇神经肽 Adipokinetic hormone 和 Corazonin 信号系统的生理功能研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2018]
- Ju Z, Zhao J, Ding FB, *et al.* Effects of starvation on the development and reproduction of *Hyphantria cunea* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 3: 437 - 440. [鞠珍, 赵静, 丁福波, 等. 饥饿程度对美国白蛾生长发育和繁殖的影响 [J]. 昆虫知识, 2008, 3: 437 - 440]
- Kong DY, Sun T, Teng SN, *et al.* Identification of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, and its similar species in morphology [J]. *Plant Quarantine*, 2019, 33 (4): 37 - 40. [孔德英, 孙涛, 滕少娜, 等. 草地贪夜蛾及其近似种的鉴定 [J]. 植物检疫, 2019, 33 (4): 37 - 40]
- Lv NN, Shi Q, Wu JX, *et al.* Effects of maternal starvation on the development and reproduction of the offspring of alate adults of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (10): 1177 - 1183. [吕楠楠, 石棋, 仵均祥, 等. 麦长管蚜有翅成蚜母代饥饿对其后代发育和繁殖的影响 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (10): 1177 - 1183]
- Montezano DG, Specht A, Sosa - Gómez DR, *et al.* Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. *African Entomology*, 2018, 26 (2): 286 - 300.
- Nijhout HF. Size matters (but so does time), and it's ok to be different [J]. *Development. Cell*, 2008, 15: 491 - 492.
- Prasanna BM, Huesing JE, Eddy R, *et al.* Fall Armyworm in Africa: A Guide for Integrated Pest Management (First Edition) [M]. Mexico: International Maize and Wheat Improvement Center, 2018: 51 - 54.
- Qiu LM, Huang XY, Yang XJ, *et al.* Field monitoring on invasion of

- and insecticide efficacy on *Spodoptera frugiperda* in Fujian [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 34 (12): 1426 – 1432. [邱良妙, 黄晓燕, 杨秀娟, 等. 福建省草地贪夜蛾入侵动态监测与药剂防治技术研究 [J]. 福建农业学报, 2019, 34 (12): 1426 – 1432]
- Rotkopf R, Alcalay Y, Bar-Hanin E, et al. Slow growth improves compensation ability: Examining growth rate and starvation endurance in pit-building antrions from semi-arid and hyper-arid regions [J]. *Evolutionary Ecology*, 2013, 27 (6): 1129 – 1144.
- Tang B, Qin Z, Shi ZK, et al. Trehalase in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Effects on beetle locomotory activity and the correlation with trehalose metabolism under starvation conditions [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2014, 49 (2): 255 – 264.
- Todd EL, Poole RW. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1980, 73 (6): 722 – 738.
- Wang DT, Zhang L, Cheng YX, et al. Larval stage related cannibalism in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (3): 94 – 98, 103. [王道通, 张蕾, 程云霞, 等. 草地贪夜蛾幼虫龄期对自相残杀行为的影响 [J]. 植物保护, 2020, 46 (3): 94 – 98, 103]
- Wang L, Chen KW, LuYY. Long – distance spreading speed and trend predication of fall armyworm “*Spodoptera frugiperda*” in China [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 683 – 694. [王磊, 陈科伟, 陆永跃. 我国草地贪夜蛾入侵扩张动态与发生趋势预测 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 683 – 694]
- Wang SY, Zhu QZ, Tan YT, et al. Artificial diets and rearing technique of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) in laboratory [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 742 – 747. [王世英, 朱启旋, 谭煜婷, 等. 草地贪夜蛾室内人工饲料群体饲养技术 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 742 – 747]
- Wu QL, Jiang YY, Wu KM. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (2): 1 – 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]
- Xu KK. Studies on the Expression and Function of Six Insulin Signaling Pathway Genes from *Bactrocera dorsalis* [D]. Chongqing: Southwest University, 2014. [许抗抗. 桔小实蝇胰岛素信号通路六个重要基因的表达与功能研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2014]
- Yang F, Hu G, Shi JJ, et al. Effects of larval density and food stress on life – history traits of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2015, 139 (5): 370 – 380.
- Zhang HP, Pan MZ, Yi ZJ, et al. Effects of short term starvation on longevity, fecundity and predation of *Arma chinensis* (Hemiptera: Pentatomidae) [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2017, 33 (2): 159 – 164. [张海平, 潘明真, 易忠经, 等. 短期饥饿处理对蝽蟓寿命、繁殖力及捕食量的影响 [J]. 中国生物防治学报, 2017, 33 (2): 159 – 164]
- 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]