



翟颖妍, 袁冬贞, 赵世磊, 白应文, 陈志杰, 钱丰, 朱陵侠, 洪波. 基于分子标记的入侵陕西草地贪夜蛾种群生物型分析 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (4): 784–791.

基于分子标记的入侵陕西草地贪夜蛾 种群生物型分析

翟颖妍¹, 袁冬贞², 赵世磊³, 白应文⁴, 陈志杰¹, 钱丰⁵, 朱陵侠⁶, 洪波^{1*}

(1. 陕西省生物农业研究所, 西安 710043; 2. 陕西省植物保护工作站, 西安 710003; 3. 商洛市植保植检站, 陕西商洛 726000;

4. 宝鸡市农业技术推广服务中心, 陕西宝鸡 721001; 5. 咸阳市植物检疫站, 陕西咸阳 712000;

6. 安康市农业技术推广中心, 陕西安康 725000)

摘要: 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith 是一种世界性入侵害虫, 为了明确入侵陕西的草地贪夜蛾的种群生物型并了解其发生及扩散规律, 本研究对采集自陕西省 8 个地市 180 个草地贪夜蛾样本分别进行了基于 *COI* 和 *Tpi* 分子标记的生物型鉴定。分析发现入侵陕西的草地贪夜蛾 84% 是水稻型母本与玉米型父本杂交形成的杂合玉米型草地贪夜蛾。*COI* 分子标记的结果显示, 样本中水稻型占比为 84.44%, 玉米型为 15.56%; 基于 *Tpi* 基因片段的结果表明除商洛样本 SL-3 外, 其它样本均为玉米型。值得注意的是, SL-3 与非洲特异型序列同源性达 100%, 此非洲特异单倍型为陕西省内首次、国内第 2 次出现。本研究为草地贪夜蛾的迁飞扩散规律及早期预警提供了新的理论基础。

关键词: 草地贪夜蛾; 分子标记; 玉米型; 水稻型; 非洲特异型

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2022) 04-0784-08

Biotype identification of *Spodoptera frugiperda* populations invaded in Shaanxi Province based on molecular markers

ZHAI Ying-Yan¹, YUAN Dong-Zhen², ZHAO Shi-Lei³, BAI Ying-Wen⁴, CHEN Zhi-Jie¹, QIAN Feng⁵, ZHU Ling-Xia⁶, HONG Bo^{1*} (1. Bio-Agriculture Institute of Shaanxi, Xi'an 710043, China; 2. Plant Protection Station of Shaanxi, Xi'an 710003, China; 3. Plant Protection and Inspection Station in Shangluo, Shangluo 726000, Shaanxi Province, China; 4. Agricultural Technology Extension Service Center in Baoji, Baoji 721001, Shaanxi Province, China; 5. Plant Quarantine Station in Xianyang, Xianyang 712000, Shaanxi Province, China; 6. Agricultural Technology Extension Center in Ankang, Ankang 725000, Shaanxi Province, China)

Abstract: The fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith is a worldwide invasive pest. In order to clarify the biotypes of the fall armyworm population invaded Shaanxi, and to further understand the population diffusion rules, 180 samples collected from 8 cities in Shaanxi Province were identified based on *COI* and *Tpi* molecular markers. The analysis found that about 84% of the fall armyworm samples that invaded Shaanxi were heterozygous corn strain population formed by crossing rice-strain female with corn-strain male parents. The result based on *COI* gene fragments showed that, the proportion of the samples

基金项目: 陕西省科学院科学研究专项 (2021K-8)

作者简介: 翟颖妍, 女, 1994 年生, 陕西渭南人, 硕士, 研究实习员, 研究方向为病虫害综合防治技术, E-mail: zyyzhaiyingyan@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 洪波, 男, 博士, 副研究员, 研究方向为病虫害监测与防控技术研究, E-mail: hb54829@163.com

收稿日期 Received: 2021-11-09; 接受日期 Accepted: 2022-04-25

belonged to rice-strain and corn-strain was 84.44% and 15.56%, respectively. Based on *Tpi* gene analyses, except for the Shangluo sample SL-3, which belonged to an African-specific haplotype (ASH), all other samples belonged to corn-strain. It was worth noting that the sequence homology between SL-3 and the African-specific haplotype was 100%. This African-specific haplotype was reported for the first time in Shaanxi Province and for the second time in China. This study provided a new theoretical basis for migrating and early warning of *S. frugiperda*.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; molecular markers; corn-strain; rice-strain; Africa-specific haplotype

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith 又称秋黏虫, 为鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae 灰翅夜蛾属 *Spodoptera* 害虫 (洗继东等, 2019)。该虫广泛分布在美洲热带及亚热带地区, 具有很强的繁殖力及迁飞能力 (Sparks *et al.*, 1979)。草地贪夜蛾是世界范围的重大农业害虫, 幼虫喜食玉米 *Zea mays* L., 据统计在美国佛罗里达州造成玉米减产 20% (Early *et al.*, 2018), 严重威胁粮食安全。草地贪夜蛾于 2016 年 1 月入侵非洲, 2 年内扩散至非洲 44 个国家, 年潜在经济损失超过 24 亿美元, 2018 年 7 月首次在亚洲也门出现, 2019 年 1 月迁飞至我国云南省境内 (Sun *et al.*, 2019; 王磊等, 2019a), 截止 2020 年 10 月, 草地贪夜蛾最北已发现扩散至辽宁省 (张丹等, 2021)。陕西省内最早在 2019 年 5 月于汉中市洋县发现草地贪夜蛾幼虫 (余正军等, 2020)。草地贪夜蛾入侵速度之快及取食范围之广, 给我国粮食及生态安全带来了严重威胁, 给草地贪夜蛾的综合防治带来了更大的挑战。

准确识别并快速鉴定入侵生物是研究防控策略首要的一步。根据寄主不同, 草地贪夜蛾有玉米型 (corn-strain) 和水稻型 (rice-strain) 两种生物型 (Nagoshi *et al.*, 2004), 在取食、交配及抗药性等方面存在较大差异, 这两种生物型样本靠形态学方法无法区分, 目前多使用分子生物学的手段进行鉴定。线粒体细胞色素 C 氧化酶亚基 I 基因 (Cytochrome oxidase subunit I, *COI*) 和位于 Z 染色体的磷酸甘油醛异构酶基因 (Triose-phosphate isomerase, *Tpi*) 是当前使用最广泛的分子标记基因 (赵金凤等, 2020)。*COI* 基因位于线粒体, 受母系遗传的影响, 而 *Tpi* 基因位于细胞核, 更具稳定性 (Nagoshi *et al.*, 2016), 因此多将 *COI* 和 *Tpi* 两种分子标记结合起来进行鉴定并相互验证, 有

利于提高鉴定的准确性。

本研究采集了陕西省 8 个地市共计 180 个草地贪夜蛾样本, 通过扩增 *COI* 及 *Tpi* 两个基因片段, 在分子水平对入侵陕西的草地贪夜蛾进行鉴定并分析其种群生物型分子特征, 以期研究陕西省草地贪夜蛾的发生和扩散规律, 以及草地贪夜蛾的监测及综合防治提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫的采集

本研究的草地贪夜蛾样本由陕西省 8 个地市的农技中心或植保站提供, 采集时间为 2020 年和 2021 年 7-9 月 (表 1)。幼虫在田间采集后浸泡于无水乙醇, 成虫使用性诱剂捕获后干燥处理, 样本带回实验室后储存在 -80℃ 低温冰箱备用。

1.2 DNA 提取、PCR 扩增及测序

切取草地贪夜蛾单头幼虫或成虫的头部置于 1.5 mL 离心管内, 用 TGrinder 电动组织研磨器 (OSE-Y30, 天根) 在液氮中研磨充分, 使用血液/细胞/组织基因组 DNA 提取试剂盒 (DP304-02, 天根), 按照说明书进行 DNA 提取, 得到的 DNA 作为 PCR 扩增模板。

分别使用 *COI* 及 *Tpi* 引物 (Nagoshi *et al.*, 2017b; 陈冬平等, 2020) 对草地贪夜蛾 DNA 进行 PCR 扩增 (表 2)。20 μL PCR 反应体系: DNA 模板 1 μL, 正反向引物各 1 μL, Mix 10 μL, 加 ddH₂O 至 20 μL。PCR 反应为: 94℃ 预变性 3 min, 94℃ 变性 30 s, 60℃ (*COI*) /52℃ (*Tpi*) 退火 30 s, 72℃ 延伸 30 s, 40 个循环, 72℃ 终延伸 10 min, 4℃ 保存。扩增后的 PCR 产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测, 将扩增产物送生工生物工程 (上海) 股份有限公司测序。

表 1 供试样本采集信息
Table 1 Information of samples collection

样本编号 Sample code	地市 Location	采集时间 (yy-mm) Collection time	虫态 Stages	数量 (头) Number of samples
AK	安康 Ankang	2020-07	幼虫 Larvae	24
HZ	汉中 Hanzhong	2020-07	幼虫 Larvae	17
SL	商洛 Shangluo	2020-07	幼虫、成虫 Larvae, adults	32
BJ	宝鸡 Baoji	2020-07	幼虫、成虫 Larvae, adults	32
WN	渭南 Weinan	2020-08	幼虫 Larvae	24
XA	西安 Xi'an	2020-08	幼虫、成虫 Larvae, adults	16
XY	咸阳 Xianyang	2020-09	幼虫、成虫 Larvae, adults	27
YL	榆林 Yulin	2021-07	幼虫 Larvae	8

表 2 PCR 扩增的引物信息
Table 2 Primers used for PCR amplification

引物 Primer	引物序列 Sequence	片段长度 (bp) Fragment length
COI-F	5'-CACGAGCATATTTACATCWGCA-3'	432
COI-R	5'-CAGGATAGTCAGAATATCGACG-3'	
Tpi-F	5'-GGTAAAATCTCCCCTGCTATG-3'	406
Tpi-R	5'-AATTTTATTACCTGCTGTGG-3'	

1.3 数据分析

使用 DNASTar 软件查看每个样本测序序列的峰图并进行正反向序列的拼接和校正, 获得准确的基因片段序列。从 NCBI 数据库中下载相关草地贪夜蛾 *COI* 及 *Tpi* 基因序列, 与本研究得到的序列在 MEGA 6.0 中进行 ClustalW 多重序列比对及差异位点分析 (Tamura *et al.*, 2013), 确定本研究中草地贪夜蛾样本的生物型。选取代表性样本序列, 使用 MEGA 6.0 采用邻接法 (Neighbor-Joining, NJ) 构建系统发育树 (张丽娜等, 2013), 设 bootstrap 值为 1 000 进行计算, 构建完成的系统发育树在 FigTree 1.4 中进行编辑。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾 *COI* 及 *Tpi* 基因的扩增

对采集的草地贪夜蛾样本经过 DNA 提取和 PCR 扩增及测序, 获得了 180 个 *COI* 基因片段及 179 个 *Tpi* 基因片段 (商洛 SL-28 的 PCR 产物没有被扩增出来), *COI* 基因片段长度约为 450 bp, *Tpi* 基因片段长度约为 400 bp (图 1)。

2.2 *COI* 单倍型分析

在草地贪夜蛾 *COI* 基因的第 225 和 348 位点处, 水稻型对应的碱基为 TA, 玉米型有 4 种单倍型 h1, h2, h3 和 h4, 对应的碱基分别为: AA, AG, GA 和 GG (Nagoshi *et al.*, 2017a) (图 2)。基于 *COI* 分子标记的分析结果表明, 180 个样本中 *COI* 基因在这两处位点的碱基序列有 2 种: TA 和 GG, 即分别为水稻型和 h4 玉米型, 其中水稻型 (如样本 SL-1) 有 152 个, 占比为 84.44%, 水稻型远多于玉米型, 样本分布涵盖所有 8 个地市; h4 玉米型 (如样本 XY-1) 有 28 个样本, 占比为 15.56%, 样本分布仅 6 个地市。其中每个地市玉米型占当地样本量的比例不同 (表 3), 渭南及商洛未发现玉米型。

由于本研究样本中归为同种单倍型的序列高度一致, 因此仅使用 SL-1 和 XY-1 样本为代表, 与 NCBI 数据库中比对结果高度相似的序列一同构建系统发育树。SL-1 和水稻型聚为一类, 与印度 MZ377096、我国云南 MN068212 及澳大利亚 MW454868 种群接近, XY-1 和玉米单倍型聚为一类, 与美国佛罗里达州 CS-h4 玉米型 JN573290 及印度 MN615267 种群一致 (图 3)。

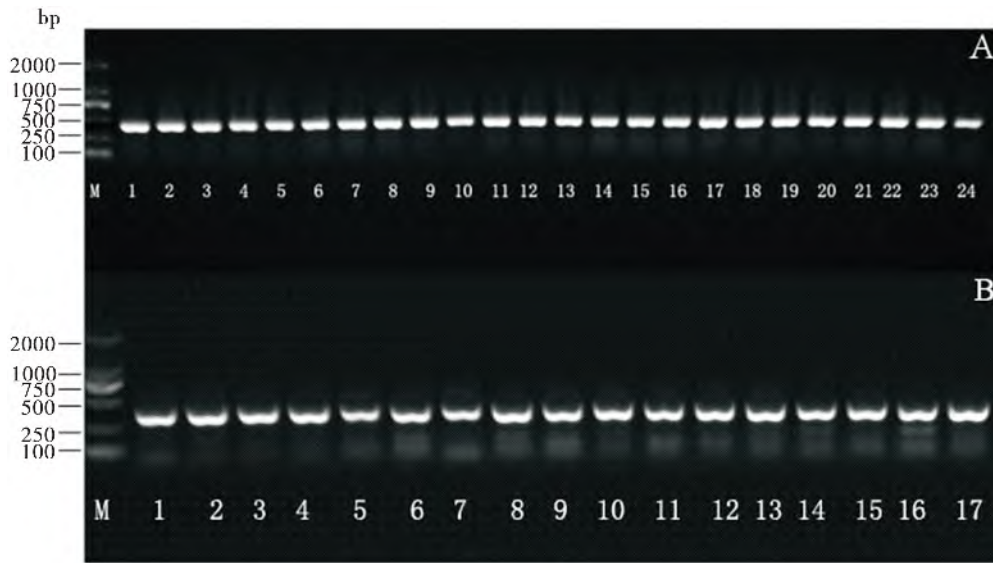


图 1 部分 PCR 扩增产物的琼脂糖凝胶电泳图

Fig. 1 Gel electrophoresis of partial PCR products

注: A, *COI* 基因; B, *Tpi* 基因; M, DL2000 DNA Marker。Note: A, *COI* gene; B, *Tpi* gene; M, DL2000 DNA Marker.

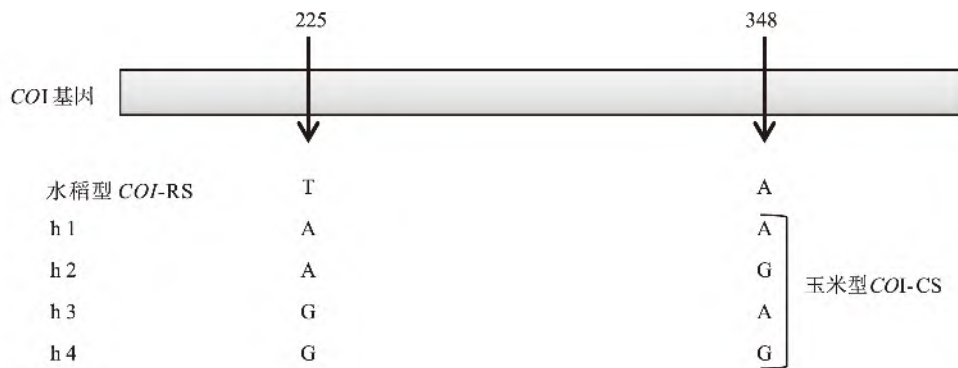


图 2 *COI* 基因玉米型和水稻型的单倍型比较

Fig. 2 Comparison of haplotypes of *COI* gene fragments between corn-strain and rice-strain

表 3 基于 *COI* 基因的玉米型占当地总样本量的百分比

Fig. 3 Corn strain as percentage of the total sample based on *COI* gene markers

地区 Location	当地玉米型数量 Number of corn strain	当地总样本量 Number of total local sample	玉米型占当地总样本量的百分比 (%) Corn strain as a percent of total local sample
咸阳 (XY)	10	27	37.04
安康 (AK)	9	24	37.50
榆林 (YL)	2	8	25.00
汉中 (HZ)	4	17	23.53
西安 (XA)	2	16	12.50
宝鸡 (BJ)	1	32	3.13

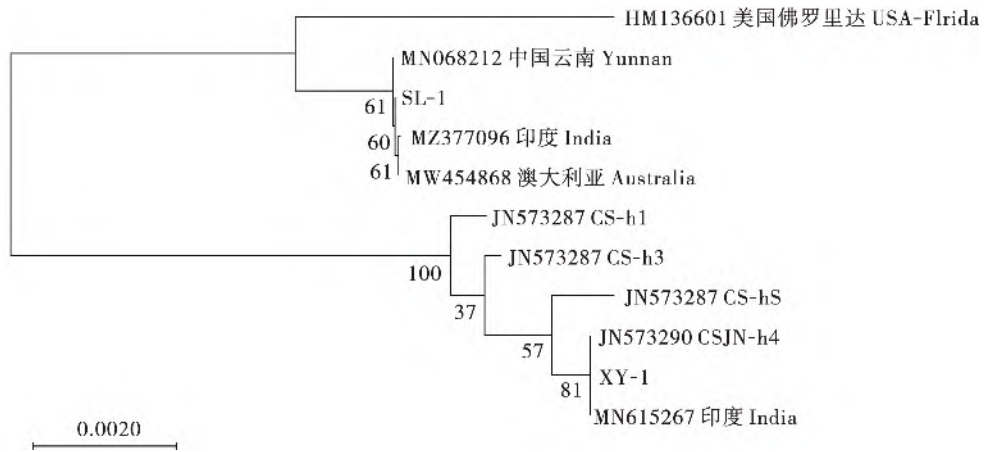


图 3 邻接法构建的基于 *COI* 基因分子标记的系统发育树 (1 000 次重复)

Fig. 3 NJ Phylogenetic tree based on *COI* gene fragments (1 000 replicates)

注: JN573287、JN573288、JN573289、JN573290 均采集自美国佛罗里达州 (Nagoshi *et al.*, 2007), 分别表示玉米型的 4 种单倍型, 即 CS-h1、CS-h2、CS-h3 和 CS-h4。Note: JN573287, JN573288, JN573289, and JN573290 were all identified from Florida, US (Nagoshi *et al.*, 2007), and represented 4 haplotypes of corn-strain: CS-h1, CS-h2, CS-h3, and CS-h4, respectively.

2.3 *Tpi* 单倍型分析

草地贪夜蛾 *Tpi* 基因的位点 136/137 处, 水稻型对应的碱基为 TC, 玉米型对应的碱基为 CT; 在位点 125/126 处, 水稻型和玉米型对应的碱基分别

为 GA 和 AT (Nagoshi, 2010) (图 4)。另还有一种特殊的单倍型, 有多个多态性位点 (图 4), 是一种非洲特异型 ASH (Africa-specific haplotype) (Zhang *et al.*, 2020)。

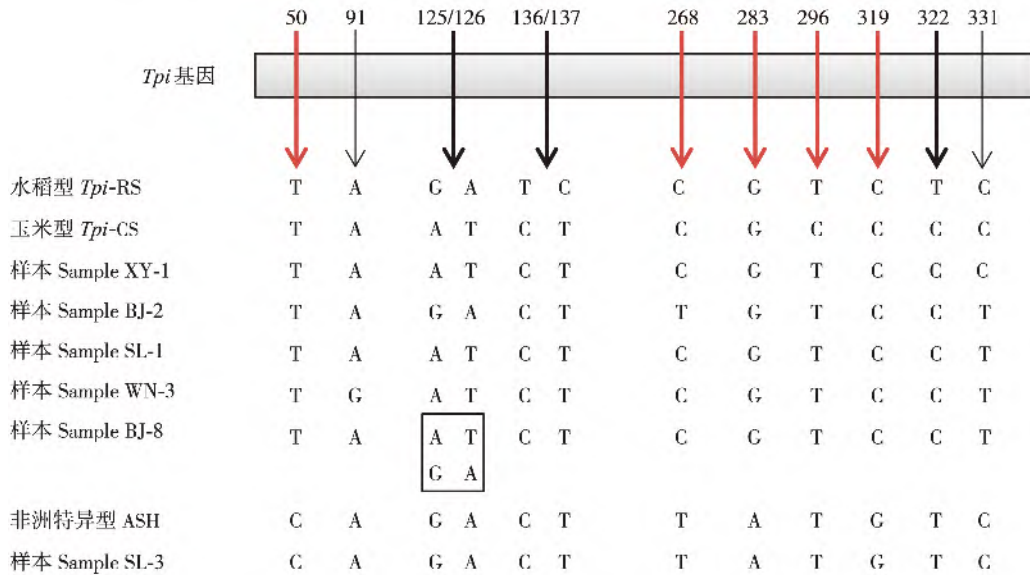


图 4 基于 *Tpi* 基因的不同单倍型差异位点比较

Fig. 4 Comparison of different haplotypes of *Tpi* gene fragments

注: 黑色粗箭头表示区分水稻型和玉米型的位点 (136/137 位点是区分水稻型和玉米型的主要位点), 黑色细箭头表示区分样本中其他单倍型的位点; 红色箭头表示非洲特异型的差异位点。Note: The bold black arrows indicated the loci used to identify R-strain and C-strain of fall armyworm (P136/137 were considered to be an effective diagnostic marker). The thin black arrows indicated the loci to distinguish other haplotypes. The red arrows indicated the loci specific to Africa-specific haplotype.

本研究共扩增出 179 个 *Tpi* 基因序列, 在位点 136/137 处, 179 个样本的碱基均为 CT 排列; 在位点 125/126 处, 排列为 AT 的有 164 个样本 (如样本 XY-1), 排列为 GA 的有 13 个样本 (如样本 BJ-2), 排列为 AT/GA 杂合型的有 2 个样本, 为 YL-2 和 BJ-8。而商洛样本 SL-3 的多态性位点碱基排列与 ASH 一致, 因此 SL-3 为非洲特异单倍型。

根据序列比对结果, 发现 179 个样本中有 6 种单倍型 (图 4), 分别使用 XY-1、BJ-2、SL-1、WN-3、BJ-8 和 SL-3 这 6 个样本作为代表, 与 NCBI 数据库中比对结果高度相似的序列一同构建

系统发育树。XY-1、SL-1、BJ-2、BJ-8 和 WN-3 均与美国佛罗里达州玉米型 KT336237 聚为同一类, 这 5 个样本均为玉米型。而 SL-3 与非洲特异单倍型 MT767445 聚为一类, 同源性达 100%, 该样本序列来自广东湛江, 且被鉴定为与非洲赞比亚卢萨卡样本序列一致, 因此确定基于 *Tpi* 的 SL-3 样本为非洲特异单倍型, 该非洲特异单倍型仅国内第 2 次出现。其他 178 个样本基于 *Tpi* 分子标记均鉴定为玉米型, 没有样本与美国佛罗里达州水稻型 KT336235 聚为同一类 (图 5)。

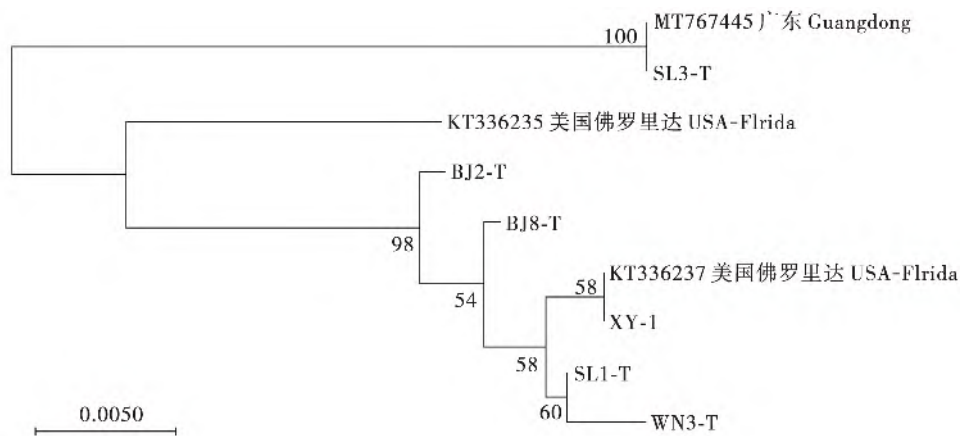


图 5 邻接法构建的基于 *Tpi* 基因分子标记的系统发育树 (1 000 次重复)

Fig. 5 NJ Phylogenetic tree based on *Tpi* gene fragments (1 000 replicates)

3 结论与讨论

本研究对入侵陕西省关中、陕南和陕北 8 个地市的 180 个草地贪夜蛾样本进行了生物型分析。基于 *COI* 分子标记的结果表明, 180 个样本中水稻型占比为 84.44%, 玉米型占比为 15.56%, 8 个地市均有水稻型, 而安康、汉中、咸阳、西安、宝鸡、榆林 6 市出现了玉米型, 虽然玉米型在样本中占比少但分布很广泛; 而样本中水稻型多于玉米型的结果表明在我国水稻型的雌成虫在生存及交配中占据优势地位。基于 *Tpi* 的分子标记结果表明, 陕西省内的 179 个样本除商洛 SL-3 为非洲特异单倍型外, 其余均为玉米型, 无水稻型。因此基于 *COI* 分子标记的鉴定结果为约 84% 的样本为水稻型, 而基于 *Tpi* 分子标记的鉴定结果为几乎所有的样本为玉米型, 这两种分子标记的鉴定结果不一致的情况也出现在其他研究中 (唐运林

等, 2019; 徐丽娜等, 2019; 张磊等, 2019; 王佳丽等, 2020; 赵金凤等, 2020)。由于水稻型和玉米型的草地贪夜蛾之间不存在生殖隔离 (Dumas *et al.*, 2015), 在自然界中存在两种生物型的杂交种, 另外 *COI* 分子标记有细胞质遗传特点, 母本基因遗传给下一代, 而 *Tpi* 分子标记位于细胞核的性染色体 Z 中, 草地贪夜蛾属于 ZW 型性别决定 (雌性 ZW, 雄性 ZZ), 当水稻型母本和玉米型父本杂交, 后代获得了水稻型线粒体的 *COI* 基因, *Tpi* 基因则经过长期的繁衍演化更多保留了玉米型基因, 即后代携带水稻型线粒体基因和玉米型核基因形成了特殊的杂合玉米型草地贪夜蛾。因此, 综合 *COI* 和 *Tpi* 分子标记的鉴定结果, 表明入侵陕西省的草地贪夜蛾约 84% 为水稻型母本与玉米型父本杂交形成的杂合玉米型草地贪夜蛾, 而纯玉米型草地贪夜蛾约占 15%。基于 *COI* 和 *Tpi* 分子标记的鉴定方法可以快速区分出草地贪夜蛾样本及其生物型, 不过这种区分是不全面的, 通常需要与微卫

星标记法相结合 (Pavinato *et al.*, 2013), 以便更全面地挖掘草地贪夜蛾的种群多样性和遗传结构规律。

据报道草地贪夜蛾能够寄生的植物超过 350 种 (Débora *et al.*, 2018), 目前在我国发现主要危害玉米、高粱 *Sorghum bicolor* (L.) Moench 和甘蔗 *Saccharum officinarum* L. (郭井菲等, 2019)。草地贪夜蛾的迁飞性极强, 再加上我国广泛分布的并非单一的生物型, 而是杂合型草地贪夜蛾, 理论上具有杂交优势, 是否对其他作物产生潜在危险应当引起重视。

值得注意的是, 商洛地区还出现了非洲特异型样本, 除了在 2019 年 8 月广东镇江发现过外, 在其他省市地区暂未见报道, 该发现为草地贪夜蛾在我国东西线迁飞与扩散规律研究提供了新的参考依据 (王磊等, 2019b; 陈辉等, 2020)。基于 *Tpi* 基因位点 296 处碱基与水稻型相同的结果 (图 4), 这种非洲特异型最初被识别为水稻型 (Nagoshi *et al.*, 2012), 而也有分析草地贪夜蛾的基因组 SNPs 发现, 相较于水稻型 SNP, 该单倍型包含更多的玉米型 SNP (Zhang *et al.*, 2020), 因此该单倍型应归于哪种生物型目前仍有争议, 同时该非洲特异型草地贪夜蛾在取食行为及抗药性方面是否与水稻型和玉米型存在明显差异还有待进一步探究。

截至 2021 年 9 月, 在陕西省关中地区和陕北榆林地区均发现草地贪夜蛾为害, 而位于两者之间的铜川和延安 2 个地市目前仍未发现草地贪夜蛾入侵, 其在陕西省的种群扩散趋势仍不明朗, 需要进一步对入侵陕西省的草地贪夜蛾地理种群遗传结构特征进行分析, 为草地贪夜蛾的监测及防控提供理论支撑。

参考文献 (References)

- Chen DP, Chen ZT, Xu HH, *et al.* Host type identification of *Spodoptera frugiperda* invading in Guangzhou by different molecular markers [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2020, 41 (1): 17–21. [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]
- Chen H, Wu MF, Liu J, *et al.* Migratory routes and occurrence divisions of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in China [J]. *Journal of Plant Protection*, 2020, 47 (4): 747–757. [陈辉, 武明飞, 刘杰, 等. 我国草地贪夜蛾迁飞路径及其发生区划 [J]. 植物保护学报, 2020, 47 (4): 747–757]
- Débora GM, Specht A, Daniel SG, *et al.* Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. *African Entomology*, 2018, 26 (2): 286–300.
- Dumas P, Legeai 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.
- Early R, Gonzalez MP, Murphy ST, *et al.* Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm [J]. *NeoBiota*, 2018, 40 (40): 25–50.
- Guo JF, He KL, Wang ZY. Biological characteristics, trend of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, and the strategy for management of the pest [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (3): 361–369. [郭井菲, 何康来, 王振营. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策 [J]. 应用昆虫学报, 2019, 56 (3): 361–369]
- Nagoshi RN. Improvements in the identification of strains facilitate population studies of fall armyworm subgroups [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2012, 105 (2): 351–352.
- Nagoshi RN. The fall armyworm triose phosphate isomerase (*Tpi*) gene as a marker of strain identity and interstrain mating [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2010, 103 (2): 283–292.
- Nagoshi RN, 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]. *PLoS ONE*, 2017a, 12 (7): e0181982.
- Nagoshi RN, Meagher RL. Behavior and distribution of the two fall armyworm host strains in Florida [J]. *Florida Entomologist*, 2004, 87 (4): 440–449.
- Nagoshi RN, Meagher RL. 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.
- Nagoshi RN, Shelby F, Meagher RL, *et al.* Fall armyworm migration across the Lesser Antilles and the potential for genetic exchanges between North and South American populations [J]. *PLoS ONE*, 2017b, 12 (2): e0171743.
- Nagoshi RN, Silvie P, Meagher RL. Comparison of haplotype frequencies differentiate fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) corn – strain populations from Florida and Brazil [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2007 (3): 954–961.
- Pavinato VC, Martinelli S, Delima PF, *et al.* Microsatellite markers for genetic studies of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12 (1): 370–380.
- Sparks AN. A review of the biology of the fall armyworm [J]. *Florida Entomologist*, 1979, 62 (2): 82–87.
- Sun X, Hu C, Jia H, *et al.* Case study on the first immigration of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* invading into China [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18: 2–10.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, *et al.* MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30: 2725–2729.
- Tang YL, Gu NC, Wu YY, *et al.* Biotype identification of the population of *Spodoptera frugiperda* that migrated to Chongqing area [J].

- Journal of Southwest University* (Natural Science Edition), 2019, 41 (7): 1-7. [唐运林, 顾偲铨, 吴燕燕, 等. 入侵重庆地区的草地贪夜蛾种群生物型鉴定 [J]. 西南大学学报 (自然科学版), 2019, 41 (7): 1-7]
- Wang JL, Wei JQ, Sun ZX, et al. Haplotype and genetic diversity analysis of *Spodoptera frugiperda* invading in three provinces of central and southern China [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2020, 41 (1): 9-16. [王佳丽, 韦加奇, 孙志秀, 等. 入侵我国中南三省 (区) 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]
- Wang L, Chen KW, Zhong GH, et al. Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019a, 41 (3): 479-487. [王磊, 陈科伟, 钟国华, 等. 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 [J]. 环境昆虫学报, 2019a, 41 (3): 479-487]
- Wang L, Chen KW, Lu YY. Long-distance spreading speed and trend prediction of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in China [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019b, 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, 2019b, 41 (4): 683-694]
- Xian JD, Chen KW, Wang L, et al. Surveying and monitoring methods for fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (3): 503-507. [洗继东, 陈科伟, 王磊, 等. 外来入侵新害虫草地贪夜蛾调查监测方法探讨 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (3): 503-507]
- Xu LN, Hu BJ, Su XY, et al. Genetic analysis of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* invaded in Anhui Province [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (5): 47-53. [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]
- Yu ZJ, Fan XP, Wang QW, et al. Investigation of the occurrence and damage of *Spodoptera frugiperda* in Hanzhong city, Shaanxi Province in 2019 [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (6): 223-227, 275. [余正军, 范晓培, 王清文, 等. 2019年草地贪夜蛾在陕西省汉中市的发生为害情况调查 [J]. 植物保护, 2020, 46 (6): 223-227, 275]
- Zhang D, Dong QJ, Huo LX, et al. The first report of the invasive pest, *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith, in Liaoning Province [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2021, 52 (3): 343-348. [张丹, 董前进, 霍梁霄, 等. 辽宁省发现入侵性草地贪夜蛾 [J]. 沈阳农业大学学报, 2021, 52 (3): 343-348]
- 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]
- Zhang L, Liu B, Zheng W, et al. Genetic structure and insecticide resistance characteristics of fall armyworm populations invading China [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, 20 (6): 1682-1696.
- Zhang LN, Rong CH, He Y, et al. A bird's eye view of the algorithms and software packages for reconstructing phylogenetic trees [J]. *Zoologica Research*, 2013, 34 (6): 640-650. [张丽娜, 荣昌鹤, 何远, 等. 常用系统发育树构建算法和软件鸟瞰 [J]. 动物学研究, 2013, 34 (6): 640-650]
- Zhao JF, Zheng Y, Qiu LM, et al. Biotype identification and analysis of the overwintering population of fall armyworm in Fujian Province, China [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2020, 57 (6): 1326-1332. [赵金凤, 郑宇, 邱良妙, 等. 福建省草地贪夜蛾越冬种群生物型鉴定与分析 [J]. 应用昆虫学报, 2020, 57 (6): 1326-1332]