

中国昆虫学70年前沿与综述专栏

草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策*

郭井菲^{**} 何康来 王振营^{***}

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

摘要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith) 是一种原产于美洲热带和亚热带地区的跨境迁飞性重大害虫, 具有寄主范围广、繁殖能力强、迁飞扩散快、危害程度重和防控难度大的特点。草地贪夜蛾自 2019 年 1 月入侵我国云南省并在西南地区迅速定殖、蔓延, 5 月中旬进一步迁飞扩散至长江和江淮流域。预计 6-7 月份可能继续北迁至黄淮海夏玉米产区和北方春玉米产区, 将严重威胁我国玉米生产安全。本文综述了草地贪夜蛾的生物学特性、在非洲和亚洲地区的暴发原因、发展趋势、防控措施, 并提出了应对策略, 以期为控制草地贪夜蛾在我国的传播为害提供参考。

关键词 草地贪夜蛾; 生物学特性; 暴发原因; 发展趋势; 应对策略

Biological characteristics, trend of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, and the strategy for management of the pest

GUO Jing-Fei^{**} HE Kang-Lai WANG Zhen-Ying^{***}

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

Abstract Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith), is a major transboundary migratory pest native to tropical and subtropical areas of the Americas which displays characteristics of wide host range, strong reproductive capacity, fast dispersal speed by migration, serious damage and difficult-to-control. *S. frugiperda* was reported to invade Yunan, China in January 2019, and then rapidly colonized and spread in southwest China and other regions. In mid-May, *S. frugiperda* further migrate and spread to Yangtze River and Yangtze-Huaihe River valley. It is predicted that *S. frugiperda* could reach the Huang-Huai-Hai Summer Corn Region and the North Spring Corn Region, threatening the safety of corn production in China. This review summarized the biological characteristics, outbreak reasons of *S. frugiperda* in Africa and Asian, spread trends and control measures. We also proposed coping strategies to provide references to control the spread and damage of *S. frugiperda* in China.

Key words *Spodoptera frugiperda*; biological characteristics; spread trends; strategy for management

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), 也称秋粘虫, 原产于美洲热带和亚热带地区并在美洲大陆广泛分布 (Sparks, 1979; Todd and Poole, 1980), 是玉米等粮食作物上的重大跨境迁飞性害虫。随着

国际贸易活动的日趋频繁以及草地贪夜蛾自身强大的迁飞扩散能力 (Chapman et al., 2017; Cock et al., 2017), 草地贪夜蛾目前已入侵到非洲的 46 个国家和地区 (CABI, 2016), 包括中国在内的 9 个亚洲国家 (全国农业技术推广服务

*资助项目 Supported projects: 国家玉米产业技术体系专项资金 (CARS-02)

**第一作者 First author, E-mail: guojingfei1989@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wangzy61@163.com

收稿日期 Received: 2019-04-16; 接受日期 Accepted: 2019-05-08

中心, 2019a)。该虫自今年1月确认入侵我国云南省(全国农业技术推广服务中心, 2019b), 至5月21日, 已扩散到华南、西南、华中和华东的16省(市、区)的617个县(市、区), 发生面积达12.67万hm², 并已呈现出向我国黄淮海夏玉米产区和北方春玉米产区蔓延的态势。迁飞轨迹分析表明, 进入6-7月, 在西南季风最强时期, 草地贪夜蛾可继续向我国东北方向迁移(吴秋琳等, 2019), 将波及黄淮海夏玉米和北方春玉米产区。6-7月份该区玉米正处于苗期至大喇叭口期, 这也为草地贪夜蛾种群为害、繁殖和蔓延提供了适宜的寄主植物, 预计受到威胁的玉米面积将达0.13亿hm²以上, 重点发生危害区域将超过333.33万hm², 这对我国玉米的安全生产构成极大的威胁。本文结合国内外相关报道, 对草地贪夜蛾的生物学特性、暴发原因、发生发展趋势及其防治对策进行了综述, 并针对其在我国的发生和扩散趋势, 提出了几点建议, 以期为有效遏制草地贪夜蛾的暴发为害提供参考。

1 生物学特性

草地贪夜蛾是全变态昆虫, 分为卵、幼虫、蛹和成虫4个虫态(CABI, 2016)。各虫态发育历期随环境温度及寄主植物不同而具有差异, 在夏季温暖条件下, 卵期、幼虫期、蛹期和成虫期分别为2-3、13-14、7-8、10 d左右(Prasanna et al., 2018)。草地贪夜蛾对温度的适应性强, 11-30都是其适宜的温度范围, 在28℃条件下, 30 d左右即可完成一个世代(Prasanna et al., 2018)。由于草地贪夜蛾没有滞育现象, 它们会迁飞到气候温度适宜的地区周年繁殖(Abrahams et al., 2017), 如在美国的佛罗里达州和德克萨斯州的南部(Sparks, 1979)以及气候、寄主条件适宜的中、南美洲和非洲大部分地区都可周年繁殖(Abrahams et al., 2017)。在我国云南、广西、广东、海南等省(区)也可周年繁殖为害, 推测在我国广东、广西、台湾以及福建和云南的南部年发生6-8代, 海南9-10代(王磊等, 2019)。

草地贪夜蛾幼虫有6个龄期, 以6龄幼虫为害最为严重(Abrahams et al., 2017)。在玉米上,

低龄幼虫取食叶片形成半透明薄膜“窗孔”, 高龄幼虫取食叶片形成不规则的长形孔洞, 甚至长出的新叶严重被害, 呈破烂状, 也可取食未抽出玉米雄穗和幼嫩果穗(FAO, 2017)。在西非和中非, 草地贪夜蛾对玉米的为害程度明显高于其他非洲本土的同属昆虫(IITA, 2016)。

草地贪夜蛾食性杂, 其寄主植物在不同文献中报道不一致(Montezano et al., 2018; Prasanna et al., 2018), 最多的记载是76科353种, 主要为禾本科(106种)、菊科(31种)和豆科(31种)(Montezano et al., 2018)。目前在我国发现其主要为害玉米、甘蔗、高粱。根据对不同寄主植物的适应性, 草地贪夜蛾包括“玉米品系”(Corn strain, C strain)和“水稻品系”(Rice strain, R strain), 两者外部形态基本一致, 目前仅有文献报道南美洲草地贪夜蛾的两种品系在翅形和大小上有明显差异(Cañas-Hoyos et al., 2016), 且二者在寄主植物范围、性信息素成分、交配行为、抗药性等方面也具有明显差异(Pashley and Martin, 1987; Schöfl et al., 2010; Cruz-Esteban et al., 2018)。“玉米品系”主要为害玉米、棉花和高粱, “水稻品系”主要为害水稻和各种牧草(Pashley et al., 1985; Pashley, 1988; Dumas et al., 2015)。此前根据细胞色素C氧化酶第Ⅳ亚基(CO₄)的分子标记结果显示“玉米品系”和“水稻品系”在非洲都存在(Cock et al., 2017; Otim et al., 2018; Nagoshi, 2019), 但也有研究认为非洲草地贪夜蛾的种群主要是“玉米品系”, 以及“玉米品系”和“水稻品系”的杂合体(Nagoshi, 2019)。目前入侵我国的草地贪夜蛾均为“玉米品系”(张磊等, 2019)。

草地贪夜蛾成虫繁殖能力强, 雌成虫寿命一般7-21 d, 在这期间可以多次交配产卵, 单头雌虫平均一生可产卵1 500粒, 最高可达2 000粒(Prasanna et al., 2018)。此外, 草地贪夜蛾迁飞能力强, 成虫每晚可借助风力定向迁飞100 km(Abrahams et al., 2017), 如果风向风速适宜, 迁飞距离会更长(Day et al., 2017), 最长迁飞记录是30 h内迁飞1 600 km(Rose et al., 1975)。

由于草地贪夜蛾具有食性杂、为害重、繁殖

快、迁飞远、以及适生性强的生物学特性，因此其为害严重威胁玉米生产。据统计，如果田间55%到100%的植株被害，将导致玉米减产15%到73% (Hruska *et al.*, 1997)。在非洲很多国家，草地贪夜蛾一般为害可使玉米减产25%-67% (Megersa and Tamiru, 2018)。根据非洲12个玉米产量最大的国家的统计结果来看，草地贪夜蛾为害可造成玉米年减产830-2 060万吨，相当于玉米年总产量的21%-53% (Toepfer *et al.*, 2019)。

2 暴发原因

草地贪夜蛾自2016年1月首次入侵非洲后，仅用3年的时间就在非洲、亚洲等多个国家和地区大肆蔓延为害。究其原因，草地贪夜蛾自身的生物学特性、人类活动及气候自然条件等是促使其实快速蔓延和暴发的重要原因。第一，国际间频繁的人员流动和商贸货运能够将草地贪夜蛾从美洲传入非洲(Chapman *et al.*, 2017; Cock *et al.*, 2017)，再加上其自身强大的迁飞能力使其能迅速在非洲、亚洲多个国家间及境内快速蔓延为害 (Deshmukh *et al.*, 2018; Early *et al.*, 2018; 吴秋琳等, 2019)。第二，草地贪夜蛾自身适生性强、食性杂、繁殖快的特点使其能够“随遇而安”，从而在入侵区域迅速为害定殖，并积累大量虫源；草地贪夜蛾的适宜发育温度广，没有滞育现象，在非洲、东南亚及我国的热带和亚热带地区周年繁殖，一年可以发生多代 (Abrahams *et al.*, 2017)，会出现世代重叠为害的现象，而且雌蛾产卵量大且幼虫存活率高，使虫量在短期内能迅速增长；第三，草地贪夜蛾防治较为困难。在长期的化学农药和Bt蛋白的选择压下，草地贪夜蛾对氨基甲酸盐类、有机磷类、拟除虫菊酯类中的多种农药产生了抗药性 (Yu, 1991; Abrahams *et al.*, 2017)，对转 $cry1F$ 、 $cry1Ab$ 、 $cry2Ab2$ 抗虫基因玉米也产生了不同程度田间抗性 (Martinelli *et al.*, 2017)；草地贪夜蛾作为外来入侵生物，在新的栖息地短期内缺乏有效的天敌和自然生态控制 (杨普云等, 2019)，常规防

治方法难以控制其田间种群数量；草地贪夜蛾寄主广泛，在面对杀虫剂等不利因素时能扩散转移到周边未喷药的寄主植物上；草地贪夜蛾具有生态多型性的特点也进一步加大了防控的难度 (姜玉英等, 2019)。第四，季风系统在草地贪夜蛾从非洲到亚洲的远距离迁飞过程中也发挥了主导作用 (吴秋琳等, 2019)。除季风外，全球气候变化也会影响到害虫的地理分布、种群数量、生长率、存活率、发生代数等生物学和生态学特性 (Ramirez-Cabral *et al.*, 2017)。基于佛罗里达北部4年的田间监测数据进行的计算模型预测，周平均温度每升高1℃，草地贪夜蛾的种群数量就几乎能扩大两倍 (Garcia *et al.*, 2018)，此外，非洲和东南亚国家的经济相对落后，监测系统不完善，发现不及时，错过最佳防治时期以及农民认识不足、防治措施不到位等从一定程度上也促使该害虫在非洲、东南亚、南亚等国家(地区)快速蔓延。

虽然我国在草地贪夜蛾入侵前就已经开展监测防控工作 (全国农业技术推广服务中心, 2019c)，但由于草地贪夜蛾为害重、难防治的特点，以及我国具有适宜其定殖扩散的寄主、气候条件，其在玉米和甘蔗主产区呈现大规模暴发态势 (杨普云等, 2019)。第一，我国有适宜草地贪夜蛾周年繁殖区 (云南、广东、广西和海南)，为草地贪夜蛾来年在向长江及淮河流域的发生提供了大量虫源。第二，草地贪夜蛾在我国的高度适生区与稻谷种植地区高度重合，我国还是世界第二大玉米种植国家，主要玉米产区也多在其适生范围内，这都为草地贪夜蛾的种群繁殖为害提供了理想栖息地。第三，我国玉米等作物的种植布局随季节和纬度变化从南至北递次推移，时间和空间上互补的食物资源促使了草地贪夜蛾种群区域性迁移为害，防治更为困难 (杨普云等, 2019)。第四，我国处于东亚季风区内，冬季盛行东北气流，夏季盛行西南气流，这也就形成了草地贪夜蛾在我国北扩东进的迁飞格局 (吴秋琳等, 2019)。第五，泰国、越南、老挝和缅甸等境外虫源的持续输入 (Li *et al.*, 2019; 姜玉英

等, 2019) 客观上也促使了草地贪夜蛾在我国境内的暴发为害。

3 发展趋势

草地贪夜蛾原产于美洲(Early *et al.*, 2018), 在 2016 年 1 月首次在西非国家发现 (Goergen *et al.*, 2016), 然后向中非、东非和南非等国家和地区迅速蔓延扩散 (Assefa, 2019)。北非国家还没有发现草地贪夜蛾的入侵, 一旦入侵北非, 其很可能随季节性迁飞到欧洲 (Jeger *et al.*, 2017)。2018 年 5 月草地贪夜蛾在印度的卡纳塔克邦州首次被发现 (IITA, 2018), 7 月 30 日印度官方正式确认草地贪夜蛾已经入侵其国内 (ICAR- NBAIR, 2018)。之后, 草地贪夜蛾在印度境内迅速蔓延, 仅用 6 个月的时间就扩散到印度近 50% 的区域, 包括米佐拉姆邦、马哈拉施特拉邦、卡纳塔克邦、泰米尔纳德邦、安得拉邦、恰蒂斯加尔、中央邦、古吉拉特邦和西孟加拉邦等地区 (Parthasarathi, 2019)。截止 2019 年 1 月, 也门、孟加拉、缅甸、斯里兰卡、泰国和中国等亚洲国家都发现草地贪夜蛾为害 (FAO, 2019)。2019 年 3 月确认草地贪夜蛾入侵越南和老挝。推测老挝的虫源主要是从东非地区迁飞到印度支那半岛, 然后再侵入老挝 (Ryu *et al.*, 2019)。草地贪夜蛾自今年 1 月 11 日被发现侵入我国云南西南部 (全国农业技术推广服务中心, 2019b), 为害冬玉米, 随后定殖并开始繁衍, 发生区域逐步扩大, 至 4 月 3 日, 草地贪夜蛾已经扩散到云南省的 9 市 (州) 31 县 (市) 和广西壮族自治区 3 市 5 县 (区), 并且转移到春玉米为害 (全国农业技术推广服务中心, 2019a)。4 月 26 日, 发生区域进一步扩大到云南、广西、贵州、广东、湖南 5 省 (区) 29 个市 (州) 112 个县 (市、区), 4 月 26 日, 发生区域进一步扩大到贵州、广东、湖南 5 省 (区) 29 个市 (州) 112 个县 (市、区)。4 月下旬开始, 虫情进入快速扩展为害期, 发生区域又进一步扩大到海南、福建、浙江、湖北、四川、江西、重庆、河南、安徽、上海和江苏等省 (杨普云等, 2019)。迁

飞轨迹模拟表明, 草地贪夜蛾可从周年繁殖区通过东路、西路两条迁飞路线, 分别在 6-7 月迁飞到中国华北和东北平原 (Li *et al.*, 2019), 将对我国的北方玉米产区和黄淮海玉米产区的玉米安全生产造成极大威胁。此外, 日本、巴基斯坦、菲律宾、印度尼西亚等亚洲国家都有草地贪夜蛾的适生区 (林伟等, 2019), 一旦入侵到这些国家, 草地贪夜蛾有进一步扩散蔓延的趋势。

4 防控对策

对我国草地贪夜蛾的防控策略上, 提出了分区治理对策、联防联控对策 (杨普云等, 2019), 以及应急防控对策和长期防控对策 (王磊等, 2019)。分区治理对策是指根据草地贪夜蛾周年循环为害习性、从南到北可将草地贪夜蛾的发生区域分为周年繁殖区、迁飞过渡区和重点防范区, 根据防控目标及发生时期的不同, 侧重不同防控技术, 做到群防群治与统防统治相结合 (杨普云等, 2019)。联防联控对策是指在国际上加强和开展与世界粮农组织 (FAO) 等国际组织和相关国家的学术合作和信息交流, 借鉴参考国外防治草地贪夜蛾的经验和技术; 国内不同区域间及时沟通信息, 在时间上和空间上做到协调防控 (杨普云等, 2019)。应急防控对策是指迅速采取诱杀和化学防治等措施来控制成虫和幼虫, 主要针对的是虫情突发和重发情况。考虑到长期采用化学防治使草地贪夜蛾易产生抗药性, 因此, 针对长期防控对策更侧重于依靠绿色防控、生态调控来控制草地贪夜蛾的为害 (Cheng *et al.*, 2008 ; 王磊等, 2019)。对于目前草地贪夜蛾可能会进一步向我国黄淮海夏玉米产区和北方春玉米产区迅速蔓延的态势, 宜采用应急防控策略。草地贪夜蛾的发生在我国的发生将会常态化, 应在周年繁殖区采用长期防控策略。

关于草地贪夜蛾的防治技术, 国外已多有报道, 国内近期也陆续总结报道适合我国的防治方法 (王磊等, 2019)。总的来说, 草地贪夜蛾的防控措施主要包括监测技术、农业防治、理化诱控、生物防治和化学防治 (杨普云等, 2019)。

监测技术指利用地面测报灯、高空测报灯、性诱剂和田间人工调查来对草地贪夜蛾成虫、卵、幼虫、蛹等不同虫态的种群进行监测，指导区域性治理（刘杰等，2019）。农业防治主要从栽培管理、作物布局、品种抗性等方面采取措施，以创造一个不利于草地贪夜蛾发生和为害的农田生态环境，更侧重于提前预防。对于种植面积较小、资金不充足的小农户，适合通过加强田间管理、调整播期等农业生态调控措施来预防草地贪夜蛾为害（郭井菲等，2018；Harrison et al.，2019）。理化诱控主要指利用灯诱、性诱和食诱技术对草地贪夜蛾成虫进行诱杀（杨普云等，2019）。生物防治主要指利用天敌昆虫（Ayil-Gutiérrez et al.，2018；Shylesha et al.，2018）、微生物农药（FAO，2018；Grijalba et al.，2018）、植物源农药（Giongo et al.，2016；Sâmia et al.，2016；Martínez et al.，2017；Montenegro et al.，2018；Ramalho et al.，2018）、昆虫致病线虫（Landazabal et al.，1973）来防治草地贪夜蛾。化学防治是防治草地贪夜蛾最常用的方法（Fernandes et al.，2018）。国际上常用氟氯氰菊酯、氯虫苯甲酰胺、顺式氯氰菊酯、丁硫克百威等杀虫剂来防治草地贪夜蛾（Lewter and Szalanski，2007）。虽然国内尚无注册登记、允许使用的农药来防治草地贪夜蛾，但可用甲氨基阿维菌素苯甲酸盐、乙酰甲胺磷、乙基多杀菌素和甲氰菊酯等农药用于草地贪夜蛾的应急防控（赵胜园等，2019a）。除化学农药外，多杀霉素、苏云金芽孢杆菌、阿维菌素与球孢白僵菌等生物农药也可用于草地贪夜蛾的田间防治（赵胜园等，2019b）。

肯尼亚、乌干达和塔桑尼亚等非洲国家利用“推拉”伴生种植策略来防治草地贪夜蛾已经取得成功（Midega et al.，2018），在我国西南和南方玉米区可参考借鉴。此外，在美洲的美国、巴西、阿根廷或非洲的南非等转基因玉米批准种植的国家，种植转Bt基因抗虫玉米是一种控制草地贪夜蛾为害的有效措施（Mwillrich et al.，2008；Waquil et al.，2013；Bernardi et al.，2014），但由于在美洲转基因抗虫玉米的大面积连续种植，使草地贪夜蛾长期处于一定的筛选压下，其

对转cry1F、cry1Ab、cry1Ac、cry2Ab2基因抗虫玉米也产生了不同程度的抗性（Carrière and Tabashnik，2015；Niu et al.，2016；Omoto et al.，2016；Botha et al.，2019）。由于草地贪夜蛾入侵非洲和亚洲后的2年多时间里，失去了Bt蛋白的筛选压力，因此目前入侵我国的草地贪夜蛾种群对这几种Bt蛋白还都是敏感的（李国平等，2019）。此外，室内组织生测结果也表明国产Bt-Cry1Ab玉米和Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa)玉米对草地贪夜蛾也有很强的毒杀作用，在草地贪夜蛾的防治上具有较好应用前景（张丹丹等，2019）。

5 建议

鉴于草地贪夜蛾的严重危害和持续快速扩散，多国科学家在其生物学特性、发生规律、监测预警和防控措施等方面开展了大量的研究，这为我国草地贪夜蛾的发生与防治提供了很好的参考，但由于草地贪夜蛾刚刚侵入我国，很可能成为我国周年循环发生的又一重大迁飞害虫。为有效应对虫情暴发为害，建议关注并探讨以下问题：

第一，进一步研究明确迁飞我国的草地贪夜蛾是否存在“水稻品系”、“玉米品系”中的杂合体的发生发展和演化趋势，若存在“水稻品系”，接下来也要加强对草地贪夜蛾是否为害水稻进行系统监测和田间调查；第二，研究明确草地贪夜蛾在我国的周年繁殖和越冬区域以及寄主植物范围，明确其生物学特性及发生规律，为草地贪夜蛾的种群动态监测、预报和防控提供科学依据；第三，研究草地贪夜蛾在不同生境下与其他植物、害虫和天敌间的相互作用关系，明确草地贪夜蛾作为入侵生物对农田生态系统的影响；第四，开展草地贪夜蛾的监测预警技术研究，明确其在我国的迁飞扩散规律和迁飞路径，为提高预测的准确性和防控提供支撑；第五：根据我国不同区域的气候环境、种植模式以及草地贪夜蛾的发生为害规律，因地制宜，建立以生态调控为基础、生物防治为核心、应急化学农药防控为辅的草地贪夜蛾综合防治技术体系，从而将草地贪夜蛾的危害损失降到最低，保障国家粮食生产安全。

参考文献 (References)

- Abrahams P, Bateman M, Beale T, Clottee V, Cock M, Colmenarez Y, Corniani N, Day R, Early R, Godwin J, Gomez J, Gonzalez MP, Murphy ST, Oppong MB, Phiri N, Pratt C, Silvestri S, Witt A, 2017. Fall armyworm: Impacts and implications for Africa. Evidence note (2), september 2017. Report to DFID. Wallingford, UK: CAB International.
- Assefa Y, 2019. Molecular identification of the invasive strain of *Spodoptera frugiperda* (JE smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in Swaziland. *Int. J. Trop. Insect Sci.*, 39(1): 73–78.
- Ayil-Gutiérrez BA, Sánchez-Teyer LF, Vazquez-Flota F, Monforte-González M, Tamayo-Ordóñez Y, Tamayo-Ordóñez MC, Rivera G, 2018. Biological effects of natural products against *Spodoptera* spp. *Crop Protect.*, 114: 195–207.
- Bernardi O, Amado D, Sousa RS, Segatti F, Fatoreto J, Burd AD, Omoto C, 2014. Baseline susceptibility and monitoring of Brazilian populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) to Vip3Aa20 insecticidal protein. *J. Econ. Entomol.*, 107(2): 781–790.
- Botha AS, Erasmus A, du Plessis H, Van den Berg J, 2019. Efficacy of Bt maize for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in south Africa. *J. Econ. Entomol.*, 112(3): 1260–1266.
- CABI, 2016. *Spodoptera frugiperda* (fall armyworm). Invasive species compendium. <http://www.cabi.org/isc/datasheet/29810>.
- Cañas-Hoyos N, Márquez EJ, Saldamando-Benjumea CI, 2016. Heritability of wing size and shape of the rice and corn strains of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.*, 45(4): 411–419.
- Carrière YCN, Tabashnik BE, 2015. Optimizing pyramided transgenic Bt crops for sustainable pest management. *Nat. Biotechnol.*, 33: 161–168.
- Chapman D, Purse BV, Roy HE, Bullock JM, 2017. Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species. *Global Ecol. Biogeogr.*, 26(8): 907–917.
- Cheng G, Duan X, Shi J, Lu W, Luo Y, Jiang W, Jiang Y, 2008. Effects of reactive oxygen species on cellular wall disassembly of banana fruit during ripening. *Food Chem.*, 109(2): 319–324.
- Cock MJW, Beseh PK, Buddie AG, Cafá G, Crozier J, 2017. Molecular methods to detect *Spodoptera frugiperda* in Ghana, and implications for monitoring the spread of invasive species in developing countries. *Sci. Rep.*, 7(1): 4103.
- Cruz-Esteban S, Rojas JC, Sánchez-Guillén D, Cruz-López L, Malo EA, 2018. Geographic variation in pheromone component ratio and antennal responses, but not in attraction, to sex pheromones among fall armyworm populations infesting corn in Mexico. *J. Pest Sci.*, 91(3): 973–983.
- Day R, Abrahams P, Bateman M, Beale T, Clottee V, Cock M, Colmenarez Y, Corniani N, Early R, Godwin J, 2017. Fall armyworm: Impacts and implications for Africa. *Outlooks Pest Manag.*, 28(5): 196–201.
- Deshmukh S, Kalleshwaraswamy CM, Asokan R, Swamy HMM, Maruthi MS, Pavithra HB, Hegde K, Navi S, Prabhu ST, Goergen G, 2018. First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest on maize in India. *Pest Manag. Hort. Ecol.*, 24(1): 23–29.
- Dumas P, Legeai F, Lemaitre C, Scaon E, Orsucci M, Labadie K, Gimenez S, Clamens A-L, Henri H, Vavre F, Aury JM, Fournier P, Kerfoot GJ, d'Alençon E, 2015. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) host-plant variants: two host strains or two distinct species? *Genetica*, 143(3): 305–316.
- Early R, Gonzalez MP, Murphy ST, Day R, 2018. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm. *NeoBiota*, 40: 25–50.
- FAO, 2017. Integrated management of the fall armyworm on maize. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- FAO, 2018. Reduction of human health and environmental risks of pesticides used for control of fall armyworm. External factsheets, Food and Agriculture Organization. <http://www.fao.org/3/I8320EN/i8320en.pdf>.
- FAO, 2019. Briefing note on FAO actions on fall armyworm. Rome, Italy: FAO. 6 pp. <http://www.fao.org/3/a-bs183e.pdf>.
- Fernandes FO, Abreu JA, Christ LM, Rosa APSA, 2019. Efficacy of insecticides against *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797). *J. Agri. Sci. (Toronto)*, 11(1): 494–503.
- Garcia AG, Ferreira CP, Godoy WA, Meagher RL, 2018. A computational model to predict the population dynamics of *Spodoptera frugiperda*. *J. Pest Sci.*, 92(2): 429–441.
- Giongo AM, Vendramim JD, Freitas SD, Silva MF, 2016. Toxicity of secondary metabolites from meliaceae against *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.*, 45(6): 1–9.
- Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, Togola A, Tamò M, 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith)(Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa. *PLoS ONE*, 11(10): e0165632.
- Grijalba EP, Espinel C, Cuartas PE, Chaparro ML, Villamizar LF, 2018. *Metarhizium rileyi* biopesticide to control *Spodoptera*

- frugiperda*: Stability and insecticidal activity under glasshouse conditions. *Fungal. Biol.*, 122(11): 1069–1076.
- Guo JF, Zhao JZ, He KL, Zhang F, Wang ZY, 2018. Potential invasion of the crop-devastating insect pest fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to China. *Plant Prot.*, 44(6): 1–10. [郭井菲, 赵建周, 何康来, 张峰, 王振营, 2018. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国. 植物保护, 44(6): 1–10.]
- Harrison RD, Thierfelder C, Baudron F, Chinwada P, Midega C, Schaffner U, van den Berg J, 2019. Agro-ecological options for fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* JE Smith) management: Providing low-cost, smallholder friendly solutions to an invasive pest. *J. Environ. Manage.*, 243: 318–330.
- Hruska AJ, Gould F, 1997. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and *Diatraea lineolata* (lepidoptera: pyralidae): Impact of larval population level and temporal occurrence on maize yield in Nicaragua. *J. Econ. Entomol.*, 90(2): 611–622.
- ICAR-NBAIR, 2018. Pest Alert: *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Insecta: Lepidoptera). http://www.nbair.res.in/recent_events/Pest%20Alert%2030th%20July%202018-new1.pdf.
- IITA, 2016. First report of outbreaks of the “Fall Armyworm” on the African continent. <http://bulletin.iita.org/index.php/2016/06/18/first-report-of-outbreaks-of-the-fall-armyworm-on-the-african-continent/>.
- IITA, 2018. Fall armyworm has reached the Indian subcontinent. Available from: <http://www.iita.org/news-item/fall-armyworm-has-reached-the-indian-subcontinent/>.
- Jeger M, Bragard C, Caffier D, Candresse T, Chatzivassiliou E, Dehnen-Schmutz K, Gilioli G, Gregoire JC, Anton J, Miret J, Navarro MN, Niere B, Parnell S, Potting R, Rafoss T, Rossi V, Urek G, Bruggen AV, der Werf WV, West J, Winter S, Gardi C, Aukhojee M, MacLeod A, 2017. Pest categorisation of *Spodoptera frugiperda*. *EFSA J.*, 15(7): e04927.
- Jiang YY, Liu J, Zhu XM, 2019. Analysis on the occurrence and future trend of invasive pest *Spodoptera frugiperda* in China. *China Plant Prot.*, 39(2): 33–35. [姜玉英, 刘杰, 朱晓明, 2019. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析. 中国植保刊, 39(2): 33–35.]
- Landazabal AJ, Fernandez AF, Figueroa PA, 1973. Biological control of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), with the nematode *Neoplectana carpopcapsae* in corn (*Zea mays*) [Colombia]. *Acta Agronomica*, 23(3/4): 41–70.
- Lewter JA, Szalanski AL, 2007. Molecular identification of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) using PCR-RFLP. *J. Agric. Urban Entomol.*, 24(2): 51–57.
- Li GP, Ji TJ, Sun XX, Jiang YY, Wu KM, Feng HQ, 2019. Sensitivity evaluation of invaded *Spodoptera frugiperda* population in Yunnan province to five Bt proteins. *Plant Prot.*, 45(3): 15–20. [李国平, 姬婷婕, 孙小旭, 姜玉英, 吴孔明, 封洪强, 2019. 入侵云南草地贪夜蛾种群对5种常用Bt蛋白的敏感性评价. 植物保护, 45(3): 15–20.]
- Li XJ, Wu MF, Ma J, Gao BY, Wu QL, Chen AD, Liu J, Jiang YY, Zhai BP, Early R, Chapman JW, Hu G, 2019. Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/625632>.
- Lin W, Xu MF, Quan YB, Liao L, Gao L, 2019. Potential geographic distribution of *Spodoptera frugiperda* in China based on MaxEnt model. *Plant Quar.*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1990.s.20190422.1026.002.html>. [林伟, 徐森锋, 权永兵, 廖力, 高磊, 2019. 基于MaxEnt模型的草地贪夜蛾适生性分析. 植物检疫, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1990.s.20190422.1026.002.html>]
- Liu J, Jiang YY, Liu WC, Li YH, Zeng J, Yang QP, 2019. Investigation and forecast techniques of *Spodoptera frugiperda*. *China Plant Prot.*, 39(4): 44–47. [刘杰, 姜玉英, 刘万才, 李亚红, 曾娟, 杨清坡, 2019. 草地贪夜蛾测报调查技术初探. 中国植保导刊, 39(4): 44–47.]
- Martinelli S, de Carvalho RA, Dourado PM, Head GP, 2017. Resistance of *Spodoptera frugiperda* to *Bacillus thuringiensis* proteins in the Western Hemisphere//Fuiza L, Polanczyk R, Crickmore N (eds.). *Bacillus thuringiensis* and *Lysinibacillus sphaericus*. Cham: Springer. 273–288.
- Martínez AM, Aguado-Pedraza AJ, Viñuela E, Rodríguez-Enríquez CL, Lobit P, Gómez B, Pineda S, 2017. Effects of ethanolic extracts of *Argemone ochroleuca* (Papaveraceae) on the food consumption and development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Fla. Entomol.*, 100(2): 339–345.
- Megersa K, Tamiru S, 2018. Out-break, distribution and management of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith in Africa: The status and prospects. *Acad. Agri. J.*, 3(10): 551–568.
- Midega CA, Pittchar JO, Pickett JA, Hailu GW, Khan ZR, 2018. A climate-adapted push-pull system effectively controls fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (JE Smith), in maize in East Africa. *Crop Prot.*, 105: 10–15.
- Montenegro IJ, del Corral S, Diaz Napal GN, Carpinella MC, Mellado M, Madrid AM, Villena J, Palacios SM, Cuellar MA, 2018. Antifeedant effect of polygodial and drimenol derivatives against *Spodoptera frugiperda* and *Epilachna paenulata* and quantitative structure-activity analysis. *Pest Manage. Sci.*, 74(7): 1623–1629.

- 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. *Afr. Entomol.*, 26(2): 286–301.
- Mwillrich S, Babock JM, Nolting S, Santos AC, Jjjr A, Neese PA, King JE, Jenkins JN, McCarty J, Lorenz GM, 2008. Efficacy of Cry1F insecticidal protein in maize and cotton for control of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Fla. Entomol.*, 91(4): 555–565.
- Nagoshi RN, 2019. Evidence that a major subpopulation of fall armyworm found in the Western Hemisphere is rare or absent in Africa, which may limit the range of crops at risk of infestation. *PLoS ONE*, 14(4): e0208966.
- National Agricultural Technology Extension and Service Center, 2019a. Plant disease and insect information. No. 13. Notification on the occurrence of fall armyworm in China and neighboring countries. [全国农业技术推广服务中心, 2019a. 植物病虫情报. 第 13 期. 我国及周边国家草地贪夜蛾发生为害情况通报. https://www.natesc.org.cn/Html/2019_04_04/28092_151760_2019_04_04_457997.html]
- National Agricultural Technology Extension and Service Center, 2019b. A major pest, fall armyworm, has invaded all parts of Yunnan and should be investigated and monitored immediately. [全国农业技术推广服务中心, 2019b. 植物病虫情报. 第 7 期. 重大害虫草地贪夜蛾已侵入云南 各地要立即开展调查监测. https://www.natesc.org.cn/Html/2019_01_29/28092_151760_2019_01_29_457209.html]
- National Agricultural Technology Extension and Service Center, 2019c. Technical scheme for control of fall armyworm in grassland in 2019 (trial). [全国农业技术推广服务中心, 2019c. 2019 年草地贪夜蛾防控技术方案(试行). http://www.moa.gov.cn/ztl/2019cg/jssd_25134/201903/t20190318_6176742.htm]
- Niu Y, Qureshi JA, Ni X, Head GP, Price PA, Jr MR, Kerns D, Levy R, Yang X, Huang F, 2016. F2 screen for resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry2Ab2-maize in field populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) from the southern United States. *J. Invertebr. Pathol.*, 138: 66–72.
- Omoto C, Bernardi O, Salmeron E, Sorgatto RJ, Dourado PM, Crivellari A, Carvalho RA, Willse A, Martinelli S, Head GP, 2016. Field evolved resistance to Cry1Ab maize by *Spodoptera frugiperda* in Brazil. *Pest Manage. Sci.*, 72(9): 1727–1736.
- Otim MH, Tay WT, Walsh TK, Kanyesigye D, Adumo S, Abongosi J, Ochen S, Sserumaga J, Alibu S, Abalo G, Asea G, Agona A, 2018. Detection of sister-species in invasive populations of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) from Uganda. *PLoS ONE*, 13(4): e0194571.
- Parthasarathi B, 2019. Fall armyworm: An insect that can travel 100 km per night & the threat it poses for farmers. <https://in.news.yahoo.com/fall-armyworm-insect-travel-100-015716878.html>.
- Pashley DP, 1988. Quantitative genetics, development, and physiological adaptation in host strains of fall armyworm. *Evolution*, 42(1): 93–102.
- Pashley DP, Johnson SJ, Sparks AN, 1985. Genetic population structure of migratory moths: the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78(6): 756–762.
- Pashley DP, Martin JA, 1987. Reproductive incompatibility between host strains of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 80(6): 731–733.
- Prasanna BM, Huesing JE, Eddy R, Peschke VM, 2018. Fall armyworm in Africa: a guide for integrated pest management. Manuals. CABI, https://www.usaid.gov/sites/default/files/documents/1867/Fall-Armyworm-IPM-Guide-for-Africa-Jan_30-2018.pdf.
- Ramalho SR, Bezerra CdS, Lourenço de Oliveira DG, Souza Lima L, Maria Neto S, Ramalho de Oliveira CF, Valério Verbisck N, Rodrigues Macedo ML, 2018. Novel peptidase kunitz inhibitor from *Platypodium elegans* seeds is active against *Spodoptera frugiperda* Larvae. *J. Agric. Food Chem.*, 66(6): 1349–1358.
- Ramirez-Cabral NYZ, Kumar L, Shabani F, 2017. Future climate scenarios project a decrease in the risk of fall armyworm outbreaks. *J. Agric. Sci.*, 155(8): 1219–1238.
- Rose A, Silversides R, Lindquist O, 1975. Migration flight by an aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Hemiptera: Aphididae), and a noctuid, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Can. Entomol.*, 107(6): 567–576.
- Ryu M, Lee SJ, Lee HS, Kim JR, Choi EJ, Sengsay S, Somchanda K, Lee JH, 2019. First report of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* and its molecular characteristics. <http://db.koreasciencecholar.com/article?code=369937>.
- Sâmia RR, de Oliveira RL, Moscardini VF, Carvalho GA, 2016. Effects of aqueous extracts of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae) on the growth and reproduction of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.*, 45(5): 580–587.
- Schöfl G, Heckel DG, Groot AT, 2010. Time-shifted reproductive behaviours among fall armyworm (Noctuidae: *Spodoptera frugiperda*) host strains: evidence for differing modes of inheritance. *J. Evolution. Biol.*, 22(7): 1447–1459.
- Shylesha AN, Jalali S, Gupta A, Varshney R, Venkatesan T, Ojha RC, Ganiger P, Navik O, Subaharan K, Bakthavatsalam N, Ballal C, 2018. Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies. *J. Biol.*

- Control.*, 32(3): 1–7.
- Sparks AN, 1979. A review of the biology of the fall armyworm. *Fla. Entomol.*, 62(2): 82–87.
- Todd EL, Poole RW, 1980. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73(6): 722–738.
- Toepfer S, Kuhlmann U, Kansiime M, Onyango DO, Davis T, Cameron K, Day R, 2019. Communication, information sharing, and advisory services to raise awareness for fall armyworm detection and area-wide management by farmers. *J. Plant Dis. Prot.*, 126(2): 103–106.
- Wang L, Chen KW, Zhong GH, Xian JD, Lu YY, 2019. Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith). *J. Environ. Entomol.*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190523.1748.004.html>. [王磊, 陈科伟, 钟国华, 洗继东, 何晓芳, 陆永跃, 2019. 重大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, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190523.1748.004.html>]
- Waquil JM, Dourado PM, Carvalho RAd, Oliveira WS, Berger GU, Head GP, Martinelli S, 2013. Manejo de lepidópteros-praga na cultura do milho com o evento Bt piramidado Cry1A. 105 e Cry2Ab2. *Pesqui Agropecu Bras.*, 48(12): 1529–1537.
- Wu QL, Jiang YY, Hu G, Wu KM, 2019. Analysis on spring and summer migration routes of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) from tropical and southern subtropical zones of China. *Plant Prot.*, 45(3): 1–9. [吴秋琳, 姜玉英, 胡高, 吴孔明, 2019. 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. 植物保护, 45(3): 1–9.]
- Yang PY, Zhu XM, Guo JF, Wang ZY, 2019. Strategy and advice for managing the fall armyworm in China. *Plant Prot.*, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019260>. [杨普云, 朱晓明, 郭井菲, 王振营, 2019. 我国草地贪夜蛾的防控对策与建议. 植物保护, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019260>]
- Yu SJ, 1991. Insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith, J. E.). *Pestic. Biochem. Phys.*, 39(1): 84–91.
- Zhang DD, Wu KM, 2019. The bioassay of Chinese domestic Bt-Cry1Ab and Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa) maize against the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Plant Prot.*, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019251>. [张丹丹, 吴孔明, 2019. 国产Bt-Cry1Ab 和 Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa)玉米对草地贪夜蛾的抗性测定. 植物保护, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019251>]
- 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 Prot.*, 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.]
- Zhao SY, Sun XX, Zhang HW, Yang XM, Wu KM, 2019. Laboratory test on the control efficacy of common chemical insecticides against *Spodoptera frugiperda*. *Plant Prot.*, 45(3): 10–14. [赵胜园, 孙小旭, 张浩文, 杨现明, 吴孔明, 2019. 常用化学杀虫剂对草地贪夜蛾防效的室内测定. 植物保护, 45(3): 10–14.]
- Zhao SY, Yang XM, Sun XX, Zhang HW, Zhang S, Wu KM, 2019. Laboratory control efficacy of commonly-used bioinsecticides against *Spodoptera frugiperda*. *Plant Prot.*, 45(3): 21–26. [赵胜园, 杨现明, 孙小旭, 张浩文, 张生, 吴孔明, 2019. 常用生物农药对草地贪夜蛾的室内防效. 植物保护, 45(3): 21–26.]