

基于种群密度依赖效应的草地贪夜蛾相多态性研究*

康慧铭^{1,2**} 王玮彤³ 王诗诗³ 何煜堃³
吕长宁³ 陈法军^{3***} 潘卫东^{1,2***}

(1. 中国科学院电工研究所生物电磁学北京市重点实验室, 北京 100190; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095)

摘要 【目的】相多态性是昆虫个体的一种表现形态可塑性, 其中多种表型性状的表达直接受到昆虫种群密度的调控。本研究通过饲养高(低)密度种群来开展基于种群密度依赖效应的草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 相多态性研究。【方法】通过比较群居和散居饲养条件下草地贪夜蛾幼虫个体之间的表皮黑化、发育历期、蛹重和同类相残行为开展研究。【结果】群居饲养的草地贪夜蛾幼虫比散居饲养的幼虫表现出更小的体型和更深的表皮黑化, 且幼虫在群居饲养时蛹重减小, 表明草地贪夜蛾幼虫可通过基于密度效应的适应性变化, 以增强个体生存能力, 并最大限度地减少种内竞争。此外, 研究还发现, 散居饲养的幼虫亦有较强的同类相残性。【结论】草地贪夜蛾存在基于种群密度依赖效应的相多态性。而通过研究基于种群密度依赖效应的草地贪夜蛾相多态性, 掌握其种群动态变化和暴发为害特征, 个体间自相残杀的生态后果, 以及对病原体抗性和成虫迁飞行为的密度依赖性影响等有助于更好地开展该种重大迁飞害虫的综合防控。

关键词 草地贪夜蛾; 密度依赖效应; 相多态性; 自相残杀; 种群适合度

Density-dependent phase polyphenism in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*

KANG Hui-Ming^{1,2**} WANG Wei-Tong³ WANG Shi-Shi³ HE Yu-Kun³
LÜ Chang-Ning³ CHEN Fa-Jun^{3***} PAN Wei-Dong^{1,2***}

(1. Beijing Key Laboratory of Bioelectromagnetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;
3. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China.)

Abstract [Objectives] To investigate phase polyphenism, an apparent morphological plasticity of insects in which the expression of multiple phenotypic traits is directly regulated by population density, in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. [Methods] Fall armyworms were reared at either high, or low, densities and cuticular melanin, developmental duration, pupal weight and cannibalistic behavior, of individuals reared under different densities were compared. [Results] Larvae reared at high densities had smaller body size, more cuticular melanin and lighter pupal weights, than those reared at low densities. There was a higher incidence of cannibalism in larvae reared at low densities. [Conclusion] These results suggest that *S. frugiperda* larvae undergo density-based adaptations to minimize intraspecific competition, thereby enhancing individual survival. These findings further understanding of the population dynamics and outbreak characteristics of the fall

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31670855, 31870367); 中国科学院大学生创新实践训练计划 (20224000884); 南京农业大学 SRT 项目 (202210307132Y)

**第一作者 First author, E-mail: kanghuiming@mail.iee.ac.cn

***通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: fajunchen@njau.edu.cn; panwd@mail.iee.ac.cn

收稿日期 Received: 2022-08-13; 接受日期 Accepted: 2023-07-10

armyworm, and the ecological consequences of cannibalism in this species.

Key words *Spodoptera frugiperda*; density-dependence effects; phase polyphenism; cannibalism; population fitness

昆虫相多态性是表型可塑性的一种形式,其中多种性状的表达会受到昆虫种群密度的直接影响(Applebaum and Heifetz, 1999; Simpson *et al.*, 2011; Wang and Kang, 2014; Lo *et al.*, 2018; Ayali, 2019)。昆虫相多态性的典型形式之一是依赖于密度效应的表皮黑色化,其中在高密度生长环境下的昆虫表现为深色表型,如粘虫 *Mythimna separata* (Kunimi and Yamada, 1990)、甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* (Goulson, 1994)、非洲粘虫 *Spodoptera exempta* (Reeson *et al.*, 1998, 2000) 和黄粉虫 *Tenebrio molitor* (Barnes and Siva-Jothy, 2000)。很多鳞翅目昆虫幼虫的高密度生长与体型和表皮黑色化有关: 在一些夜蛾中, 幼虫密度高时会观察到体型变小的情况。黑色化幼虫可能生长速度更快和活力更强, 并通过减少幼虫、蛹或成虫的体重, 对食物匮乏更具抵抗力 (Fescemyer and Hammond, 1986)。上述推论引出一个关于构成此类相位多态性生物学过程的关键问题, 即是否存在与密度相关的个体行为变化? 针对鳞翅目幼虫同类相残的研究表明, 其幼虫在食物短缺或迁移觅食过程中可能被捕食的情况下就会捕食其同类 (Boots, 1998; Chapman *et al.*, 1999)。如果捕食者或寄生蜂被幼虫密度高的寄主植物所吸引, 同类相食可能会导致种群局部密度降低, 从而使个体受益, 并由此提高生存率 (Dong and Polis, 1992)。然而, 同类相残行为亦会给昆虫带来诸如低生存率和发育率、低体重及大的致命病毒感染风险 (Fernandez *et al.*, 2020)。

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*, 属鳞翅目、夜蛾科, 原是热带、亚热带大部分地区的玉米 *Zea mays* L. 及其他禾本科作物的重要经济害虫 (Sparks, 1979; Andrews, 1980), 在美国东南部为害植物生长的营养和生殖阶段; 在巴西, 草地贪夜蛾亦是玉米种植园具有重要经济意义的常见害虫, 产量损失高达 34% (Vilarinho *et al.*, 2011)。从植物出苗到穗期在玉米中均能发现草

地贪夜蛾, 在许多情况下, 草地贪夜蛾已成为与美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 一样重要的害虫 (Rodríguez-del-Bosque, 2009)。草地贪夜蛾最初是在 2018 年报道入侵我国云南境内, 并在短短一年内扩散到 26 个省 (直辖市、自治区) 粮食主产区 (姜玉英等, 2019), 形成一定规模的迁飞为害; 草地贪夜蛾寄主广泛, 幼虫可为害 300 多种植物, 包括玉米、小麦、水稻等主要粮食作物 (Montezano *et al.*, 2018), 其扩散速度快、影响范围大、为害程度重的发生态势对我国粮食安全生产构成严重威胁。Chapman 等 (1999) 在田间实验中发现, 草地贪夜蛾捕食者在中、高度害虫密度的落叶植物上更为丰富。据此提出, 草地贪夜蛾同类相残带来的直接好处即减少被捕食, 因为同类相残发生后被看到或被探测到的昆虫变少, 由此捕食者的视觉或化学线索减少。其他一些可能的假设包括, 同类相残有助于减少潜在的捕食者或在食物短缺的情况下充当替代食物来源。

迄今为止, 已在草地贪夜蛾、丫纹夜蛾 *Autographa gamma*、草安夜蛾 *Lacanobia oleracea*、粘虫和小地老虎 *Agrotis ipsilon* 等多种夜蛾科昆虫发现了相多态性 (Kunimi and Yamada, 1990; Sappington and Showers, 1992)。尽管相多态性涉及许多形态和生理特征 (Simpson and Sword, 2008; Pener and Simpson, 2009), 但高密度导致的相应行为变化被认为是群体构成和规模化运动的主要驱动因素, 尤其对于迁徙性昆虫 (Simpson *et al.*, 1999; Gray *et al.*, 2009)。许多散居型昆虫较少活动并被同类排斥, 而群居型昆虫则显得更活跃并相互吸引。有趣的是, 由表皮黑化幼虫或表皮浅色幼虫孵化出的非洲粘虫成虫在外观上可能相似, 但孵自黑化幼虫的甜菜夜蛾成虫其飞行活动表现出更多的变化 (Parker and Gatehouse, 1985)。

本研究以迁飞性入侵害虫草地贪夜蛾为研究对象, 利用高、低密度种群饲养方式, 通过量

化草地贪夜蛾幼虫的表皮黑化、体重及蛹重等表型可塑性, 研究基于种群密度依赖性的草地贪夜蛾相多态性; 同时, 检测密度效应对幼虫同类相残行为的影响, 以揭示种群密度在草地贪夜蛾个体发育和生理演化中的作用, 为后期鳞翅目昆虫同类相残行为的神经生理机制研究提供支持。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

草地贪夜蛾虫源来自本实验室田间收集, 通过室内连续饲养获得草地贪夜蛾卵。所有实验均在 26 °C, 70% RH 和 L14 : D10 光周期等条件下在实验室内进行。草地贪夜蛾成虫编号后, 放入洁净的组培瓶产卵 (下底面直径 67 mm, 高 110 mm)。瓶内放 3 个棉球, 向每个棉球加 2 mL 10% 蜂蜜水, 然后将 1 雌和 2 雄成虫进行配

对放入组培瓶内, 用纱布蒙上瓶口, 旋紧盖子并记录配对时间, 每天固定时间更换新鲜棉球并添加等量等浓度蜂蜜水, 观察并记录每个瓶内的产卵日期。成虫产卵于纱布上, 置于 26 °C 的培养箱中。

1.2 饲养密度对幼虫体重和蛹重的影响

将组培瓶内的草地贪夜蛾卵转移到长方体型塑料盒 (长 8 cm, 宽 5 cm, 高 3 cm), 盒底铺两层潮湿的卫生纸, 在卫生纸上面放置新鲜的玉米叶, 然后将草地贪夜蛾卵块转移至放有玉米叶的塑料盒中, 每天观察玉米叶的新鲜情况, 及时更换新鲜玉米叶, 观察并记录卵孵化情况。将初孵幼虫挑至圆筒型塑料瓶 (直径 5 cm, 高 8.5 cm) 内, 从 1 龄期开始直至化蛹和羽化成虫 (图 1), 初孵幼虫分为两组处理 (每组 $n=30$, 3 个重复): 散居处理: 1 头/瓶 (散居), 群居处理:

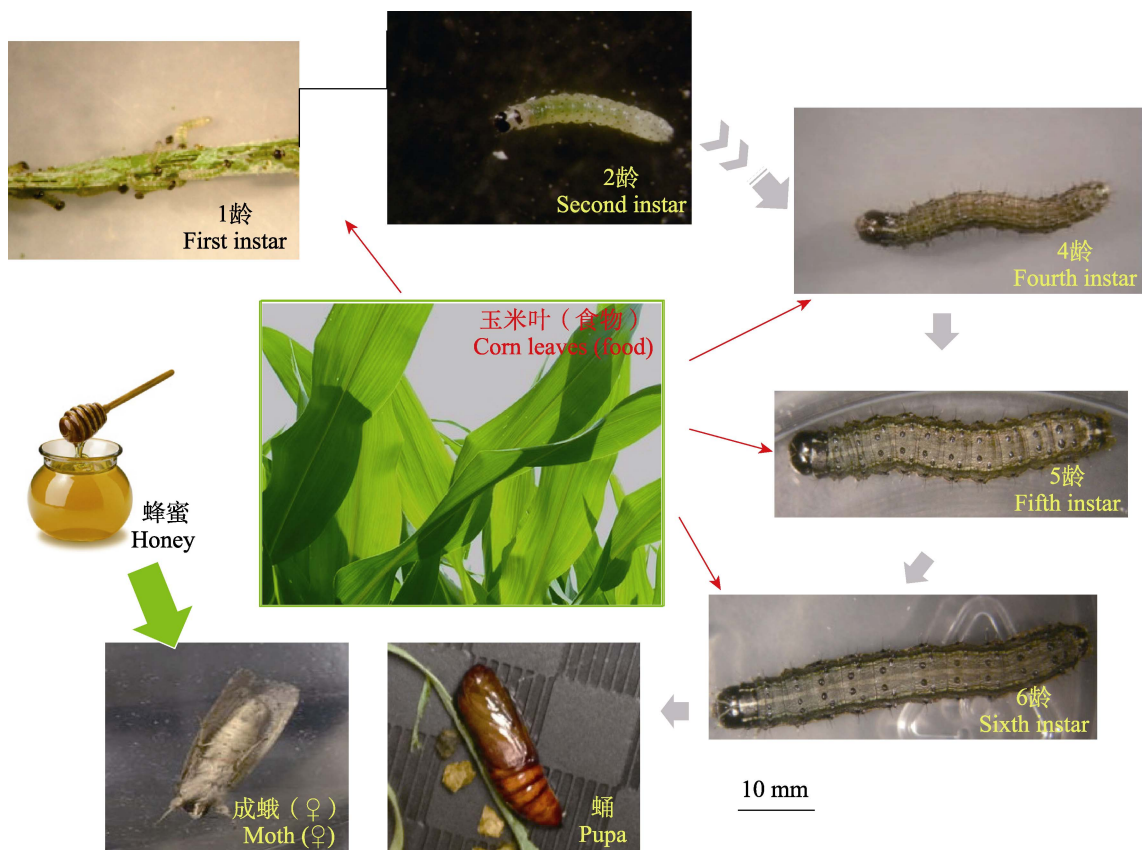


图 1 草地贪夜蛾幼虫孵化 (1 龄期) 成虫蛾形态示例

Fig. 1 *Spodoptera frugiperda* larva hatching (1 instar) to adult moth—an example of morphology

4 头/瓶(群居)。每 1-2 d 添加新鲜玉米叶,保障提供幼虫足量的饲料,清除烂叶、碎叶和排泄物,并及时更换塑料瓶,观察记录大致龄期。记录 4-6 龄期幼虫个体重量,化蛹后第 1 天记录蛹重。每天检查幼虫的蜕皮、死亡和表皮黑化情况。

1.3 幼虫体色黑化定量测定

针对 4 龄期第 2 日、5 龄期第 3 日和第 6 龄期第 3 日的散居(1 头/瓶)或群居(4 头/瓶)饲

养的幼虫表皮(体背面)进行拍照(Nikon D7500 单反相机),利用 ImageJ V1.8.0 软件对幼虫表皮黑化程度进行量化。如图 2 所示,沿每个幼虫的虫体背面第 4 节-第 11 节随机选择 5 个圆形区域,测量每个区域平均灰度值,将 5 次测量的平均值作为幼虫个体表皮黑化评分。在本研究观测的每个幼虫龄期中,通过 ImageJ V1.8.0 软件已排除体色灰度值的背景干扰。数值作为连续变量,随后被用于统计分析。

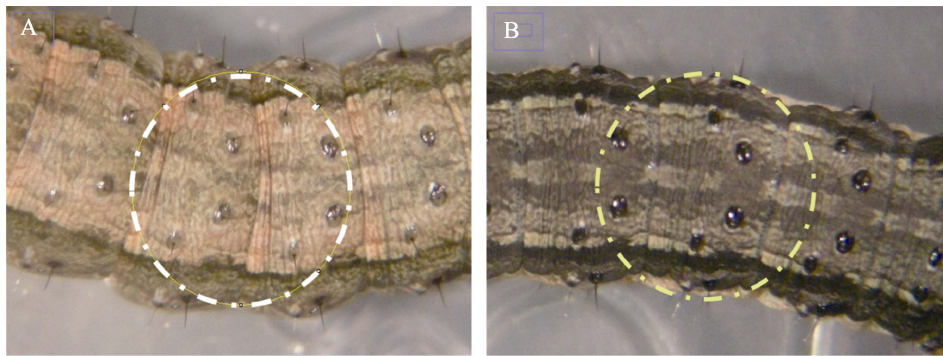


图 2 散居(A)和群居(B)饲养条件下草地贪夜蛾幼虫背部表皮第 4-11 节黑化程度检测
Fig. 2 Detection of melanization degree of dorsal epidermis in the 4th to 11th segments of larval *Spodoptera frugiperda* under solitary (A) and crowd (B) rearing conditions

1.4 同类相残行为测定

在圆筒型塑料瓶(直径 5 cm,高 8.5 cm)内放置 2 只 4 龄以上的草地贪夜蛾幼虫,选取相同发育时间和相似体重的个体。设置 3 个处理(每组 $n=30$, 3 个重复),分别为 2 只群居饲养的幼虫,1 只群居饲养的幼虫 vs 1 只散居饲养的幼虫,2 只散居饲养的幼虫,实验持续时间 24-48 h。利用红外摄像机拍摄、观察和比较分析两种饲养密度(%)=(总幼虫数-剩余幼虫数)/总幼虫数 \times 100;采用卡方检验(Chi-square)分析散居/群居饲养对草贪幼虫同类相残行为的影响。

1.5 数据分析

数据采用 SPSS 20.0 进行统计分析,GraphPad Prism 7.0 进行绘图,数据以平均数 \pm 标准差表示。采用单因素方差分析以明确不同密度对幼虫体重、蛹重、同类相残率和表皮黑化程度的影响,采用双尾 Student *t*-test 对数值进行分析, $P < 0.05$ 表示具显著性差异。

2 结果与分析

2.1 种群密度对草地贪夜蛾幼虫和蛹重的影响

种群密度对幼虫体重具有显著影响(4 龄期 $t=2.17$, $df=58$, $P < 0.05$; 5 龄期 $t=2.43$, $df=58$, $P < 0.001$; 6 龄期 $t=2.57$, $df=58$, $P < 0.001$, 图 3)。在相同发育阶段下(4-6 龄),散居饲养幼虫体重的体重均显著高于群居饲养的幼虫。其中,散居饲养条件下 4-6 龄的幼虫体重分别为 160、290 和 380 mg,而在群居饲养条件下 4-6 龄的幼虫体重分别为 125、210 和 225 mg。单因素方差分析显示,种群密度显著影响不同龄期草贪幼虫的体重(散居 $F=109.28$, $P < 0.001$; 群居 $F=45.08$, $P < 0.05$)。表明种群密度显著影响了草地贪夜蛾幼虫体重。

种群密度对草地贪夜蛾的蛹重也具有显著影响($t=2.08$, $P < 0.01$; 图 4)。其中,散居饲养条件下第 1 天的蛹重为(131 \pm 28) mg,显著高于群居饲养条件下的第 1 天的蛹重(102 \pm 24) mg

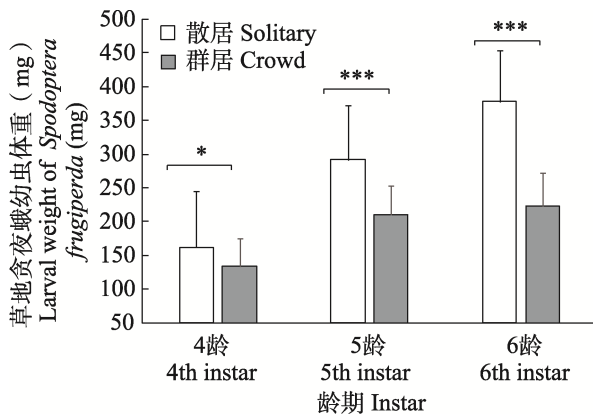


图3 种群密度对草地贪夜蛾幼虫体重的影响

Fig. 3 Density affected larval weight of *Spodoptera frugiperda*

图中数据为均值 \pm SD 表示, 散居/群居组 4-6 龄期每组 $n=30$, 柱上标有*表示在 $P<0.05$ 水平上差异显著, ***表示在 $P<0.001$ 水平上差异显著

(采用单因素方差分析和 LSD 检验)。下图同。

The larvae weight of *S. frugiperda* is expressed as mean \pm SD, with $n=30$ each during the 4th-6th instars in solitary/crowd group. Histograms with * indicate significant differences in larval weight at the $P<0.05$ level, and *** indicates significant differences in larval weight at the $P<0.001$ level (One-way ANOVA and LSD test). The same below.

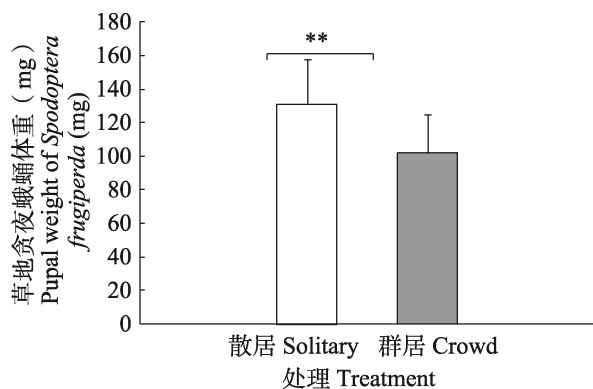


图4 种群密度对草地贪夜蛾蛹重的影响

Fig. 4 Density affected pupal weight of *Spodoptera frugiperda*

($t=2.73$, $df=58$, $P<0.05$)。另外, 种群密度对草地贪夜蛾幼虫表皮黑化的影响结果亦显示, 从 4 龄幼虫饲养到 6 龄幼虫均是高密度饲养条件下幼虫表皮黑化程度比低密度饲养条件下的幼虫更高 ($P<0.05$; 图 5)。

2.2 种群密度对同类相残行为的影响

由表 1 可知, 群居饲养条件下草地贪夜蛾幼

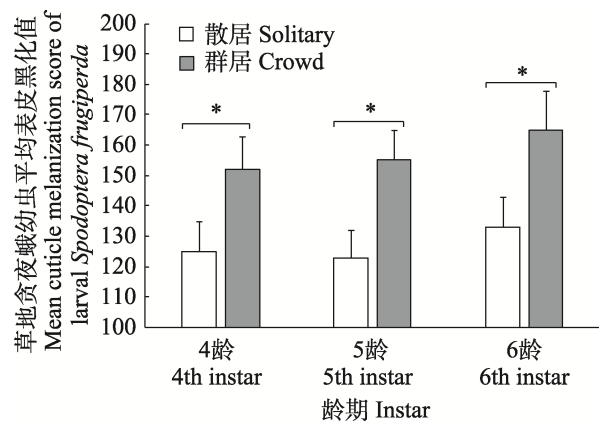


图5 种群密度对草地贪夜蛾幼虫表皮黑化的影响

Fig. 5 Density affected larval cuticle melanization of *Spodoptera frugiperda*表 1 草地贪夜蛾 4 龄幼虫种群密度与同类相残行为的关系 ($n=30$)Table 1 Relationship between population density of 4th instar larvae and cannibalism behavior ($n=30$)

同类相残类型 Cannibalism type	同类相残率 (%) Frequency of cannibalism occurrence (%)	
	相同发育时间 Same development time	相同或相似体重 Same or similar weight
1 头/瓶 vs 1 头/瓶 1 larva /vial vs 1 larva/vial	16.1	10.3
4 头/瓶 vs 4 头/瓶 4 larvae/vial vs 4 larvae/vial	21.6	14.0
1 头/瓶 vs 4 头/瓶 1 larva/vial vs 4 larvae/vial	32.8	18.6

散居/群居饲养 4 龄幼虫取相同发育时间或相似体重 (2 只幼虫为一个样本, $n=30$), 实验持续 24-48 h 后, 计算自相残杀率 (%) = (总幼虫数-剩余幼虫数)/总幼虫数 $\times 100$, 实验重复 3 次, 采用卡方检验分析不同相残类型对同类相残率的影响。

The 4th instar larvae of either solitary or crowd rearing were taken from the same developmental time or similar body weight (2 larvae were taken as one sample, $n=30$). After the experiment lasted for 24-48 hours, the cannibalistic ratio (%) = (total number of larvae-remaining number of larvae)/total number of larvae $\times 100$. The experiment was repeated three times, and the *chi* square test was used to analyze the impact of different types of cannibalism on the cannibalistic ratio of the same species.

虫, 无论是相同发育时间还是相似体重其同类相残率均显著高于散居饲养条件下的幼虫同类相

残率(相同发育时间 $\chi^2=4.72$, $P<0.05$; 相似体重 $\chi^2=2.94$, $P<0.05$); 与散居 vs 散居和群居 vs 群居相残类型相比, 散居 vs 群居相残类型的同类相残率差异极显著(相同发育时间 $\chi^2=4.55$, $P<0.001$; 相似体重 $\chi^2=3.37$, $P<0.001$), 且在相同发育时间和相似体重条件下分别有 71.4% 和 72.5% 的散居幼虫胜出。5 和 6 龄草地贪夜蛾幼虫种群密度与同类相残性的关联规律类似, 但幼虫成熟度越高, 同类相食的发生率越低。

3 讨论

昆虫的相多态性涉及多种因素, 包括遗传调控。据报道, 在粘虫 *Mythimna separata* (Ogura, 1975) 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Tojo *et al.*, 1985) 中相多态性受到昆虫内分泌机制的调控。将粘虫群居或独居幼虫的胸部后面施加结扎, 可导致幼虫蜕皮后前部有黑色或红棕色色素沉积; 摘除大脑、心咽侧体复合体或咽下神经节减少了群居幼虫的黑化程度, 特别是咽下神经节的缺失效果明显; 将独居幼虫的咽侧体和其他器官移植或将保幼激素注射到群居幼虫中不会抑制表皮黑化 (Ogura, 1975)。类似地, 当斜纹夜蛾群居幼虫在末龄蜕皮后 1 d 内施用保幼激素时, 会导致与独居幼虫相似的摄食期增加; 当独居幼虫在蜕皮到末龄期间咽侧体被切除后, 摄食期的时长减少到与群居幼虫摄食期相类似 (Tojo *et al.*, 1985)。上述研究表明, 相多态性的特征如蛹重等受末龄期间咽侧体调控和活性差异的影响, 而其他特征行为(如假死)和体色等则不受末龄蜕皮后保幼激素水平变化的影响。本文研究虽未直接涉及草地贪夜蛾的内分泌调控机制, 但夜蛾科昆虫的相多态性变化可能具备一定的广谱调控模式, 有待于进一步深度解析。

草地贪夜蛾幼虫表皮的黑化程度或与触觉刺激或物理接触密切相关。通过幼虫之间的接触可介导甘蓝夜蛾的表皮黑化 (Kazimirova, 1992), 而利用人工机械干扰则能诱导榆角尺蠖 *Ennomos subsignarius* (Drooz, 1966) 和咖啡透翅天蛾 *Cephonodes hylas* (Sasakawa, 1973) 幼虫的表皮黑化。另外, 甘蓝夜蛾群居幼虫的数量

增加可导致蛹重显著下降, 此与本研究草地贪夜蛾的结果相一致。然而, 当甘蓝夜蛾幼虫个体被塑料等物理隔离时, 即便在高密度情况下幼虫和蛹均未表现出密度依赖性的相多态性, 证明幼虫的物理接触是导致甘蓝夜蛾相多态性变化的重要因素。除了密度以外, 其他的环境因素, 包括空间大小和湿度等也可能对昆虫相多态性的发生很关键。如在豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 中, 已报道有翅孤雌后代的产生取决于母本所经历的密度效应 (Sutherland, 1969): 通过将蚜虫限制在一个毛茸茸的细布袋中, 触觉刺激以及爬行中受到的纤维刺激成为主要刺激方式。

作为一种重要的迁飞性入侵害虫, 草地贪夜蛾现已分布于全国多个省(直辖市、自治区), 对包括玉米、小麦和水稻在内的多种粮食作物造成危害。尽管草地贪夜蛾成虫期不会对作物产生危害, 但其繁殖能力极强, 单头产卵量在 1 500-2 000 粒 (Hardke *et al.*, 2015), 在幼虫种群数量激增的情况下, 不可避免地产生同类相残现象。同类相残现象在很多鳞翅目幼虫中常见 (Pierce, 1995; Elvira *et al.*, 2010), 而草地贪夜蛾幼虫在有或无食物限制的情况下均会发生相互残杀和取食现象, 在食物数量少或种群密度高的情况下发生更严重。原因在于幼虫孵化后主要集中在同一龄期, 为争夺空间和食物, 同龄期的幼虫往往相互残杀且随着幼虫的持续增大, 较老龄幼虫体型优势明显, 在同类相残中处于竞争优势方, 类似现象亦发生在其他昆虫, 如沙漠蝗虫 *Schistocerca gregaria* 在迁徙过程中, 较大的沙漠蝗虫以较小的沙漠蝗虫为食 (Bazazi *et al.*, 2008)。本文研究结果与前人研究基本一致, 即草地贪夜蛾高龄幼虫(4 龄以上)具有明显的同类相残性 (王通道等, 2020)。不同的是, 在本文研究中散居饲养幼虫亦显示出很强的同类相残性。一般认为, 群居饲养的幼虫由于与其他幼虫密切接触, 可能会在一定程度上刺激生长和增强抵抗力, 因而具有更大的可塑性。本研究中散居饲养幼虫也存在一定的同类相残性, 推测可能由于散居饲养下幼虫在实验室环境下营养充沛, 体型大、发育快速, 因而在饥饿状态下亦表现出

较强的同类相残行为。而群居饲养的幼虫尽管相对个体小和表皮黑化程度高,但对成虫的体色未发现有明显的影响,表明草地贪夜蛾基于种群密度依赖效应的相多态性具有一定的时序性。

综上所述,本研究证实了草地贪夜蛾基于种群密度依赖性的相多态性变化:当以群居饲养时,幼虫比散居饲养幼虫表现出更小的体型和更深的表皮黑色化,以及群居饲养时蛹重减小,表明草贪幼虫可通过基于密度效应的适应性变化,最大限度地减少种内竞争和增强个体生存能力。然而研究发现,散居饲养的幼虫亦表现出一定的同类相残性,此与自相残杀因资源限制而在高密度下增加的预测不一致。鉴于草地贪夜蛾入侵后在我国长期定殖和变化适应,而目前我国对草地贪夜蛾的研究尚处于初级阶段,研究草地贪夜蛾基于种群密度依赖性的相多态性,掌握其种群动态变化和暴发特征的生物学学习性至关重要。针对草地贪夜蛾同类相残的生态后果,以及对病原体抗性和成虫飞行性能的密度依赖性影响等将为进一步深入研究提供新的方向。

参考文献 (References)

- Andrews KL, 1980. The whorlworm, *Spodoptera frugiperda*, in Central America and neighboring areas. *The Florida Entomologist*, 63(4): 456–467.
- Applebaum SW, Heifetz Y, 1999. Density-dependent physiological phase in insects. *Annual Review of Entomology*, 44: 317–341.
- Ayali A, 2019. The puzzle of locust density-dependent phase polyphenism. *Current Opinion in Insect Science*, 35(1): 41–47.
- Barnes AI, Siva-Jothy MT, 2000. Density-dependent prophylaxis in the mealworm beetle *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae): cuticular melanization is an indicator of investment in immunity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1439): 177–182.
- Bazazi S, Buhl J, Hale JJ, Anstey ML, Sword GA, Simpson SJ, Couzin ID, 2008. Collective motion and cannibalism in locust migratory bands. *Current Biology*, 18(10): 735–739.
- Boots M, 1998. Cannibalism and the stage-dependent transmission of a viral pathogen of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*. *Ecological Entomology*, 23(2): 118–122.
- Chapman JW, Williams T, Escribano A, Caballero P, Cave RD, Goulson D, 1999. Age-related cannibalism and horizontal transmission of a nuclear polyhedrosis virus in larval *Spodoptera frugiperda*. *Ecological Entomology*, 24(3): 268–275.
- Dong Q, Polis GA, 1992. The dynamics of cannibalistic populations: A foraging perspective//Elgar MA, Crespi BJ (eds.). *Cannibalism-Ecology and evolution among diverse taxa*. New York: Oxford University Press. 13–37.
- Drooz AT, 1966. Color studies of reared elm spanworm larvae and pupae. *Annals of the Entomological Society of America*, 59(3): 568–573.
- Elvira S, Williams T, Caballero P, 2010. Juvenile hormone analog technology: Effects on larval cannibalism and the production of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedrovirus. *Journal of Economic Entomology*, 103(3): 577–582.
- Fernandez FJ, Gamez M, Garay J, Cabello T, 2020. Do development and diet determine the degree of cannibalism in insects? To eat or not to eat conspecifics. *Insects*, 2020(4): 242.
- Fescemyer HW, Hammond AM, 1986. Effect of density and plant age on color phase variation and larval development of velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatilis* Hubner (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 15 (4): 784–789.
- Goulson D, 1994. Determination of larval melanisation in the moth, *Mamestra brassicae*, and the role of melanin in thermoregulation. *Heredity*, 73 (5): 471–479.
- Gray LJ, Sword GA, Anstey ML, Clissold FJ, Simpson SJ, 2009. Behavioural phase polyphenism in the Australian plague locust (*Chortoicetes terminifera*). *Biology Letters*, 5(3): 306–309.
- Hardke JT, Lorenz GM, Leonard BR, 2015. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) ecology in southeastern cotton. *Journal of Integrated Pest Management*, 6(1): 1–8.
- Jiang YY, Liu J, Xie MC, Li YH, Yang JJ, Zhan ML, Qiu K, 2019. Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019. *Plant Protection*, 45(6): 10–19. [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 李亚红, 杨俊杰, 张曼丽, 邱坤, 2019. 2019年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测. *植物保护*, 45(6): 10–19.]
- Kazimirova M, 1992. The role of physical contact in the induction of phase polymorphism of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 89 (1): 87–95.
- Kunimi Y, Yamada E, 1990. Relationship of larval phase and susceptibility of the armyworm, *Pseudaletia seperata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) to a nuclear polyhedrosis virus and a granulosis virus. *Applied Entomology and Zoology*, 25 (2): 289–297.
- Lo N, Simpson SJ, Sword GA, 2018. Epigenetics and developmental plasticity in orthopteroid insects. *Current Opinion in Insect Science*, 25 (2): 25–34.
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Hunt

- T, 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology*, 26(2): 286–300.
- Ogura N, 1975. Hormonal control of larval coloration in the armyworm, *Leucania separata*. *Journal of Insect Physiology*, 21(3): 559–576.
- Parker W, Gatehouse A, 1985. The effect of larval rearing conditions on flight performance in females of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 75(1): 35–48.
- Pener MP, Simpson SJ, 2009. Locust phase polyphenism: An update. *Advances in Insect Physiology*, 36 (1): 1–272.
- Pierce NE, 1995. Predatory and parasitic Lepidoptera: Carnivores living on plants. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 49: 412–453.
- Reeson AF, Wilson K, Gunn A, Hails RS, Goulson D, 1998. Baculovirus resistance in the noctuid *Spodoptera exempta* is phenotypically plastic and responds to population density. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1407): 1787–1791.
- Reeson AF, Wilson K, Cory J, Hankard P, Weeks JM, Goulson D, Hails RS, 2000. Effects of phenotypic plasticity on pathogen transmission in the field in a Lepidoptera-NPV system. *Oecologia*, 124: 373–380.
- Rodríguez-del-Bosque LA, Rosales-Robles E, Reyes-Rosas MA, 2009. Unusual damage to maize shanks and cobs by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Northeastern Mexico. *Southwestern Entomologist*, 36(3): 377–378.
- Sappington TW, Showers WB, 1992. Lack of translation of density-induced morphological polyphenism to long-duration flight behavior of black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 85(2): 188–194.
- Sparks AN, 1979. A review of the biology of the fall armyworm. *The Florida Entomologist*, 62(2): 82–87.
- Sasakawa M, 1973. The influence of continuous contact on larval colour in the larger pellucid hawk moth, *Cephonodes hylas* L. (Lepidoptera: Sphingidae). *Applied Entomology and Zoology*, 8(3): 198.
- Simpson SJ, McCaffery AR, Hagele BF, 1999. A behavioural analysis of phase change in the desert locust. *Biological Reviews*, 74 (4): 461–480.
- Simpson SJ, Sword GA, 2008. Locusts. *Current Biology*, 18(9): R364–R366.
- Simpson SJ, Sword GA, Lo N, 2011. Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21: R738–R749.
- Sutherland ORW, 1969. The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 15(8): 1385–1410.
- Tojo S, Morita M, Hiruma K, 1985. Effects of juvenile hormone on some phase characteristics in the common cutworm, *Spodoptera litura*. *Journal of Insect Physiology*, 31(3): 243–249.
- Vilarinho EC, Fernandes OA, Hunt TE, Caixeta DF, 2011. Movement of *Spodoptera frugiperda* adults (Lepidoptera: Noctuidae) in maize in Brazil. *Florida Entomologist*, 94(3): 480–488.
- Wang DT, Zhang L, Cheng YX, Jiang XF, 2020. Larval stage related cannibalism in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 46(3): 94–98. [王道通, 张蕾, 程云霞, 江幸福, 2020. 草地贪夜蛾幼虫龄期对自相残杀行为的影响. 植物保护, 46(3): 94–98.]
- Wang XH, Kang L, 2014. Molecular mechanisms of phase change in locusts. *Annual Review of Entomology*, 59: 225–244.