

草地贪夜蛾的天敌资源及其 生物防治中的应用*

唐 璞 王知知 吴 琼 刘银泉 时 敏 黄健华 陈学新**

(浙江大学昆虫科学研究所, 浙江省作物病理生物学重点实验室, 农业部作物病理分子生物学重点实验室,
水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310058)

摘 要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith) (FAW) 是一种能取食 80 多种作物、成虫每晚能迁飞 100 多公里的多食性、迁飞性害虫, 自从 2018 年底入侵我国以来, 在我国快速向北扩散, 到目前已经在我国 18 省市发生, 将严重影响我国玉米等粮食安全和农民的收入, 及时研发应急防控技术和今后的可持续控制技术已迫在眉睫。根据草地贪夜蛾在美洲原产地的生物学特性及在非洲的控制实践, 我们总结了草地贪夜蛾的天敌昆虫 (寄生性和捕食性昆虫) 和昆虫病原微生物 (病毒、细菌、真菌和线虫) 种类、主要天敌类群的生物学、天敌昆虫的大量繁殖、昆虫病原微生物的规模化生产、淹没释放应用、生态调控及生物防治的情况, 并讨论了我国草地贪夜蛾生物防治的可行性和前景。

关键词 草地贪夜蛾; 入侵害虫; 迁飞害虫; 生物防治; 天敌昆虫; 寄生性昆虫; 捕食性昆虫; 昆虫病原微生物; 病毒; 细菌; 真菌; 线虫; 大量繁殖; 淹没释放; 生态调控

The natural enemies of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their application in biological control programs

TANG Pu WANG Zhi-Zhi WU Qiong LIU Yin-Quan SHI Min
HUANG Jian-Hua CHEN Xue-Xin**

(Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biology of Crop Pathogens and Insects, Ministry of Agriculture Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, State Key Laboratory of Rice Biology, and Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract The fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith) (FAW), is an insect pest that feeds on more than 80 crop species with the adult moth able to move over 100 km per night. FAW was first detected in Yunnan, southwest part of China in early 2019, and rapidly spread to 18 provinces within China by May this year, which seriously threatens the food and income security of millions of farmers. The development of emergency prevention and control technology at present and sustainable management technology in the near future are extremely urgent. Based on the studies of the pest's biology in the Americas and the experiences of management for this pest in Africa, we summary the knowledge about the species of the natural enemies (biological control agents), including entomophagous insects (parasitoids and predators) and entomopathogens (viruses, bacteria, fungi and nematodes), the biology and characters of the main group of natural enemies, the mass rearing of entomophagous insects, the small-scale production of entomopathogens, and the biological control for fall armyworm management. We also discuss the prospects for using natural enemies against fall armyworm in China.

Key words fall armyworm; *Spodoptera frugiperda*; invasive insect; migratory insect; biological control; biocontrol; biological control agents; entomophagous insect; parasitoid; predator; entomopathogen; virus; fungus; bacterium; nematode; cereal crop; mass-rearing; inundative release; ecological regulation

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金优秀青年基金 (31622048); 国家重点研发计划 (2017YFD0201000、2017YFD0200400); 国家自然科学基金青年基金 (3170235)

**通讯作者 Corresponding author, E-mail: xxchen@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-04-12; 接受日期 Accepted: 2019-05-02

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith), 又称秋粘虫、伪粘虫, 原产于美洲热带和亚热带地区, 是一种跨国界迁飞性、杂食性的农业重大害虫, 具有寄主范围宽、适生区域广、增殖潜能强、迁飞能力强、扩散速度快和突发危害重等特点。该虫幼虫能取食 80 余种作物, 包括玉米、水稻、高粱、小米、甘蔗、棉花及蔬菜等 (Montezano *et al.*, 2018)。成虫(蛾)每晚能飞行 100 km 以上 (Rwomushana *et al.*, 2018)。该虫于 2016 年早期入侵中非和西非国家, 现已扩散至 40 多个非洲国家 (Goergen *et al.*, 2016; Feldmann *et al.*, 2019)。2018 年 7 月该虫入侵印度, 2019 年 1 月入侵我国云南, 到 5 月底已经扩散至我国南方 18 个省(市、区)。草地贪夜蛾的入侵及在我国的迅速扩散已对我国造成巨大的经济损失, 将严重威胁我国农业及粮食生产安全。5 月 24 日, 韩长赋部长部署草地贪夜蛾防治工作时指出, 应抓紧研究新科学方法, 注重生物防治和化学防治有机结合。根据全球范围内草地贪夜蛾的治理经验, 生物防治是草地夜蛾最有效的控制手段之一, 因此, 也将成为我国草地夜蛾综合治理战略的必要支柱。为了更好地了解和利用草地贪夜蛾的天敌资源, 本文较全面地概述了草地贪夜蛾的天敌种类、生物学习性和应用情况, 并讨论了我国草地贪夜蛾生物防治的可行性和前景。

1 草地贪夜蛾的天敌昆虫

1.1 天敌昆虫的种类概况

草地贪夜蛾寄生蜂种类丰富繁多, 据不完全统计, 在世界范围内, 草地贪夜蛾上有 10 科 121 种寄生蜂, 其中茧蜂科 Braconidae 39 种、姬蜂科 Ichneumonidae 40 种、赤眼蜂科 Trichogrammatidae 11 种、金小蜂科 Pteromalidae 3 种、姬小蜂科 Eulophidae 14 种、小蜂科 Chalcididae 10 种、旋小蜂科 Eupelmidae 1 种、巨胸小蜂科 Perilampidae 1 种、广腹细蜂科 Platygasteridae 1 种和肿腿蜂科 Bethyridae 1 种 (Molina-Ochoa *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2014;

Yu *et al.*, 2016; FAO, 2018; Shylesha *et al.*, 2018; Noyes, 2019)。由于草地贪夜蛾原产于美洲, 新北区和新热带区广泛分布, 因此美洲大多数国家对该虫的寄生蜂资源进行非常详细的调查和整理, 绝大多数的种类都仅分布于美洲地区。草地贪夜蛾刚入侵我国, 国内尚未对草地贪夜蛾寄生蜂的资源调查、分类、生物学及利用等展开研究。然而, 草地贪夜蛾寄生蜂中目前我国已记载有分布的种类有 16 种, 其中茧蜂科 7 种: 台湾甲腹茧蜂 *Chelonus formosanus* Sonan、菜粉蝶盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* (Linnaeus)、螟蛉盘绒茧蜂 *Cotesia ruficrus* (Haliday)、马尼拉侧沟茧蜂 *Microplitis manilae* Ashmead、红腹侧沟茧蜂 *Microplitis rufiventris* Kokujev、灰灯蛾原绒茧蜂 *Protopanteles creatonoti* (Viereck) 和截距滑茧蜂 *Homolobus truncator* (Say); 姬蜂科 4 种: 棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chlorideae* Uchida、细颚姬蜂 *Enicospilus merdarius* (Gravenhorst)、盘背菱室姬蜂 *Mesochorus disceitergus* (Say) 和红足黑瘤姬蜂 *Pimpla rufipes* (Miller); 姬小蜂科 2 种: 长距姬小蜂 *Euplectrus platyhypenae* Howard 和突额姬小蜂 *Trichospilus diatraeae* Cherian and Margabandhu; 赤眼蜂科 2 种: 微小赤眼蜂 *Trichogramma minutum* Riley 和短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum* (Riley); 广腹细蜂科 1 种: 夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* (Nixon)。在我国它们寄生于其他鳞翅目昆虫。在草地贪夜蛾入侵之前, 我国一直分布着鳞翅目夜蛾科 Noctuidae 灰翅夜蛾属 *Spodoptera* 的一些重要的害虫种类, 如斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 和甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner), 并存在十分丰富有效的寄生蜂资源。在入侵过程中, 入侵物种很可能遭遇与其密切相关的其他物种的天敌, 这些天敌中的一些种类可以适应入侵害虫。因此, 这些寄生蜂种类有可能是草地贪夜蛾的潜在天敌资源, 可用于我国草地贪夜蛾的持续控制。

草地贪夜蛾寄生蝇的种类也十分丰富, 据不完全统计, 全世界共计 4 科 66 种, 其中蜂虻科 Bombyliidae 1 种、蚤蝇科 Phoridae 1 种、麻蝇科

Sarcophagidae 6 种和寄蝇科 Tachinidae 58 种 (Molina-Ochoa *et al.*, 2003)。

草地贪夜蛾的捕食性昆虫主要集中在鞘翅目瓢虫科 Coccinellidae、步甲科 Carabidae, 革翅目的球螋科 Forficulidae, 半翅目的猎蝽科 Reduviidae、长蝽科 Lygaeidae、花蝽科 Anthrenidae、姬蝽科 Nabidae、蝽科 Pentatomidae (Prasanna *et al.*, 2018)。

1.2 主要天敌昆虫的种类及生物学特性

1.2.1 寄生蜂 赤眼蜂属 *Trichogramma* 隶属于膜翅目小蜂总科赤眼蜂科, 是一类卵寄生蜂。成虫将卵产在寄主卵内, 使寄主卵不能孵化, 从而达到消灭害虫的目的。因此, 赤眼蜂是许多农林害虫的重要天敌, 也是世界范围内害虫生物防治中研究最多、应用最广的一类卵寄生蜂。赤眼蜂为多食性卵寄生蜂, 其寄主范围十分广泛。据资料记载, 赤眼蜂科蜂类寄主范围包含 11 个目 90 多科 1 270 余种昆虫, 其中以鳞翅目寄主昆虫最多, 范围广达 28 个科, 其中又以螟蛾科 Pyralidae 和夜蛾科 Noctuidae 为最多, 分别有 164 种和 147 种 (向玉勇和张帆, 2011)。对草地贪夜蛾发源地天敌资源调查, 发现 11 种赤眼蜂可寄生草地贪夜蛾卵, 分别为短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum* (Riley)、微小赤眼蜂 *T. minutum* Riley、*T. atopovirilia* Oatman and Platner、*T. colombiense* Velasquez de Rios and Teran、*T. demoraesi* (Zucchi)、*T. exiguum* Pinto and Platner、*T. fasciatum* Perkins、*T. galloi* Zucchi、*T. koehleri* Blanchard、*T. rojasi* Nagaraja and Nagarkatti 和 *Trichogrammatoidea eldanae* Viggiani (Molina-Ochoa *et al.*, 2003; Dequech *et al.*, 2013; Noyes, 2019)。对玉米大田调查发现短管赤眼蜂 *T. pretiosum* 在卵寄生蜂中丰度最高, 其比例可达 93.79% (Beserra *et al.*, 2002; Salas Araiza, 2018)。生物学实验表明, 短管赤眼蜂 *T. pretiosum*, 在温度为 $(25 \pm 0.55)^\circ\text{C}$ 、相对湿度为 $70\% \pm 2\%$ 、光照时间为 12 h 下, 成蜂取食蜜糖时, 雄蜂寿命为 (84 ± 0.72) d, 雌蜂为 (1.186 ± 1.16) d, 每雌产子蜂 $(4\ 024 \pm 5.37)$ 头 (其中雌蜂占 47.96%)。以草地贪夜蛾

为寄主, 在室温度 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、相对湿度 $70\% \pm 10\%$ 、光周期 L:D=12:12 实验条件下, 短管赤眼蜂 *T. pretiosum* 从卵发育到成虫约需 10 d。同时, 不同温度对短管赤眼蜂 *T. pretiosum* 在寄主体内发育时间、出蜂率雌成蜂寿命以及每年可发生世代等影响较大, 但不影响该蜂雌雄性比和产卵量。随着温度的升高, 短管赤眼蜂 *T. pretiosum* 雌蜂存活率逐渐下降。在 18°C 和 20°C 条件下, 雌蜂的平均寿命最长、出蜂率最高, 分别为 15-17 d 和 99.51%-100.00%; 在 30°C 和 32°C 条件下, 雌蜂平均寿命较短、出蜂率最低, 分别为 2 d 和 $88.91\% \pm 0.87\%$ (Bueno *et al.*, 2010a)。由此, 研究人员可以在室内通过温度调控实现该寄生蜂室内大规模饲养。

夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* Nixon 隶属于膜翅目广腹细蜂科。最初发现于马来西亚 (Nixon, 1937), 是许多鳞翅目夜蛾科害虫卵期重要寄生性天敌。夜蛾黑卵蜂产卵时偏好 1-2 日龄寄主卵, 每头雌虫一生可产超过 250 粒卵 (Carneiro *et al.*, 2010; Penaflor *et al.*, 2012)。在室温度 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、相对湿度 $70\% \pm 10\%$ 、光周期 L:D=12:12 实验条件下, 夜蛾黑卵蜂从产卵到成虫羽化的发育周期为 10 d。在相对湿度为 70%、温度为 $15-32^\circ\text{C}$ 条件下, 夜蛾黑卵蜂以草地贪夜蛾卵为繁育寄主时, 其发育历期随着温度的升高而缩短。在 $<15^\circ\text{C}$ 或 $>32^\circ\text{C}$ 的条件下, 夜蛾黑卵蜂无法正常发育、羽化或寄生。在 $15-32^\circ\text{C}$ 温度范围内, 夜蛾黑卵蜂的每 24 h 寄生率随着温度的升高而增加, 最高可达 121.05 头。每头雌蜂产卵量在 20°C 最高, 可达 (58.73 ± 8.85) 头。同时, 随着温度的升高, 夜蛾黑卵蜂雌蜂存活率逐渐下降。在 15°C 和 20°C 条件下, 雌蜂的平均寿命最长, 可达 15-20 d (Bueno *et al.*, 2010b)。广泛应用夜蛾黑卵蜂的主要挑战是选择适合人工繁育替代寄主进行大规模生产 (Bueno *et al.*, 2014)。目前有研究表明米蛾 *Corcyra cephalonica* 卵可以作为替代寄主, 其优势在于在不影响夜蛾黑卵蜂产卵量和寄生率的前提下, 每头蜂消耗成本明显低于用草地贪夜蛾卵繁育的夜蛾黑卵蜂 (Queiroz *et al.*, 2017; Vieira *et al.*,

2017)。

岛甲腹茧蜂 *Chelonus insularis* Cresson 隶属于膜翅目茧蜂科, 一种鳞翅目卵-幼虫内寄生蜂。岛甲腹茧蜂将卵产于寄主草地贪夜蛾卵内, 在寄主发育至 4 龄时从寄主体内孵化, 并导致寄主死亡 (Zenner *et al.*, 2006)。寄生蜂从卵发育成蜂整个发育历期 28.6 d, 雌性寄生蜂在 5-18 d, 平均寿命约 11.6 d。雌性个体间产卵的数量和寿命差别较大, 雌蜂孵化后 3 d 其寄生率到达最高, 寄生约 48.1-92.2 寄主卵; 雌蜂孵化 3-6 d, 其寄生率约为 72%-80% (Prasanna *et al.*, 2018)。与正常没有被寄生的草地贪夜蛾幼虫相比, 被寄生的幼虫食物摄入量逐渐减少, 体重显著降低, 其消耗的生物量不到健康幼虫的 10% (Escribano *et al.*, 2001)。未被寄生和被寄生的幼虫消耗的叶片量关系是 15:1, 这意味着寄生后的草地贪夜蛾对植物危害减少 (Prasanna *et al.*, 2018)。在自然条件下岛甲腹茧蜂对草地贪夜蛾寄生率从 6.63%到 21.96%不等 (Molina-Ochoa *et al.*, 2004; Murua *et al.*, 2009)。同时, 由于岛甲腹茧蜂比赤眼蜂或夜蛾黑卵蜂要大得多, 所以岛甲腹茧蜂在今后生物防治应用中更具竞争力。

黄带齿唇姬蜂 *Campoletis flavicincta* (Ashmead)隶属于膜翅目姬蜂科, 内寄生于鳞翅目幼虫, 通常将卵产于 3 日龄草地贪夜蛾幼虫体内, 整个发育历期约为 22.9 d, 每头雌虫一生可产 150 头卵 (Patel and Habib, 1987)。黄带齿唇姬蜂寄生能明显降低寄主草地贪夜蛾幼虫的取食活动, 未被寄生和被寄生的幼虫食用量为 14.1:1。因此, 与岛甲腹茧蜂类似, 黄带齿唇姬蜂寄生除了能有效杀死草地贪夜蛾幼虫外, 还能大大减少草地贪夜蛾幼虫对植物叶片的消耗 (Dequech *et al.*, 2005; Prasanna *et al.*, 2018)。黄带齿唇姬蜂后代的产雌率及雌雄性比随发育明显增高, 在雌蜂羽化后 8.5-9.3 d 达到最高, 随后逐渐减低。黄带齿唇姬蜂对草地贪夜蛾寄生率在雌蜂羽化初期约为 60%, 在雌蜂羽化后 6 d, 其寄生率达到最高, 约为 91%。黄带齿唇姬蜂雌蜂寿命受最早寄生时间影响明显, 与初羽化的雌蜂相比, 羽化后 3-4 d 开始寄生的雌蜂寿命更长

(Neto *et al.*, 2005)。

1.2.2 寄生蝇 温寄蝇 *Winthemia trinitatis* (Thompson)隶属于双翅目寄蝇科, 是草地贪夜蛾幼虫的一种寄生蝇, 雌蝇将卵产在草地贪夜蛾 5 龄或者 6 龄幼虫靠近头部的体外, 寄生蝇幼虫孵化后会侵入草地贪夜蛾幼虫体内, 推迟寄主蛹期的发育。田间调查表明, 该寄生蝇对草地贪夜蛾高龄幼虫的寄生率能达到 30%, 有效减少了草地贪夜蛾的种群数量 (Prasanna *et al.*, 2018)。

Archytas marmoratus (Townsend)隶属于双翅目寄蝇科, 是草地贪夜蛾等几种鳞翅目害虫的幼虫-蛹期独居寄生蝇, 寄生于寄主幼虫期, 具有复杂的生命史。雌蝇不直接将卵产在寄主上, 而是将几粒卵产在寄主附近; 卵迅速孵化成幼虫后, 幼虫遇到寄主幼虫就能进入寄主体内寄生。由于该寄生蝇雌性在寄主幼虫周围同时产下多粒卵, 因此很容易出现过寄生, 通常 75%的寄主幼虫是过寄生的。当单头寄主幼虫中的寄生蝇超过 4 头时, 存活率会显著下降。因此, 人工释放该寄生蝇时, 必须优化释放密度, 以降低过寄生率, 才能达到较好的生物防治效果 (Carpenter and Proshold, 2000)。该寄生蝇可以以玉米螟 *Helicoverpa zea* (Boddie) 和大蜡蛾 *Galleria melonella* (L.) 幼虫为寄主进行大规模繁育, 并制定了相应的标准 (Gross and Johnson, 1985; Bratti, 1993)。

Lespesia archippivora (Riley)隶属于双翅目寄蝇科, 是一种能够寄生至少 25 种鳞翅目昆虫的广谱性寄生蝇。单头雌蝇一生可以产 15-204 粒卵。雌蝇将卵产在鳞翅目幼虫的后背部, 其幼虫 3 个龄期都在寄主体内生活, 幼虫发育成熟后从寄生体内钻出到土壤里化蛹。卵到蛹的历期约 10-14 d (Prasanna *et al.*, 2018)。

1.2.3 捕食性瓢虫 大班长足瓢虫 *Coleomegilla maculata* (De Geer)隶属于鞘翅目瓢甲科, 成虫长约 6 mm, 一般是红色, 每个鞘翅上有 6 个黑斑。雌成虫将 10-20 粒卵的黄色卵块产在植物上。成虫和幼虫都以蚜虫、螨的卵以及多种昆虫如草地贪夜蛾的幼虫为食。该瓢虫也取食花粉和真菌孢子。

集栖瓢虫 *Hippodamia convergens* 隶属于鞘翅目瓢甲科, 成虫长约 6 mm, 有橙色的鞘翅, 每个鞘翅上通常有 6 个小黑斑。头部后面的身体部分是黑色的, 白色的边缘和两条白色的线汇合在一起。雌成虫将 10-20 个卵的黄色卵块产在植物上。幼虫有 4 个龄期。

楔斑溜瓢虫 *Olla v-nigrum* (Mulsant) 隶属于鞘翅目瓢甲科, 成虫最初是浅色的, 逐渐变暗。成虫有两种不同的颜色模式。黑色成虫的斑点是更明亮的橙色。黄色稻草色成虫的色调略有增加, 沿其鞘翅的斑点成黑色。幼虫和成虫都是高效捕食者。每头成虫的平均卵数约为 21 粒。从卵到成虫周期约 20 d。

血红环瓢虫 *Cycloneda sanguinea* (L.) 隶属于鞘翅目瓢甲科, 成虫体红色, 鞘翅上没有斑点, 但在头部有两个清晰的黑点。成虫在寄主植物上产下卵块, 每个有约 20 个黄色卵。经过 4 个幼虫阶段。幼虫期持续约 8 d。幼虫到成虫周期约为 15 d。幼虫和成虫都是高效捕食者 (Prasanna et al., 2018)。

1.2.4 其他捕食性天敌 *Calosoma granulatum* (Perty) 隶属于鞘翅目步甲科, 绿色, 具金属色光泽的甲虫 (长约 25-30 mm)。交配后的雌虫在泥土表面或浅表产卵。幼虫期共 3 个龄期, 后于土内化蛹。卵为浅黄色。幼虫阶段约 12 d。成虫寿命约 83 d。

Doru luteipes Schdder 隶属于革翅目球螋科, 草地贪夜蛾最重要的自然天敌之一。生物生态学研究表明, 这种草地贪夜蛾幼虫期捕食天敌每次产卵量达 25 至 30 粒, 孵育时间约一周。幼虫期共四个龄期, 时间跨度约 37-50 d。成虫寿命可达一年。

Zelus longipes (L.)、*Z. leucogrammus* (Perty) 和 *Z. armillatus* (Lepeletier & Serville) 隶属于半翅目猎蝽科, 该属是玉米上最为常见的害虫之一。平均成虫长度约 1.3-1.9 cm。棕或黑色, 常见于玉米田。通常复眼后有一长而窄的头和明显颈部, 头常为红色。雌性产卵在植物叶片上或甚至地表上。幼虫与成虫相似, 但无翅。

大眼长蝽 *Geocoris punctipes* (Say) 隶属于半

翅目长蝽科, 小型昆虫 (长度约 4 mm), 发生在世界多地区。因攻击观赏植物和农业庄稼中包括昆虫及螨在内的多种害虫而通常被认为益虫, 是鳞翅目常见的捕食性天敌。

狡诈花蝽 *Orius insidiosus* Say 和 *Nabis rugosus* (L.) 分别隶属于半翅目花蝽科和姬蝽科, 是小型节肢动物捕食性天敌, 如蓟马、螨、粉虱、蚜虫和鳞翅目卵。种类丰富, 在生物防治中有重要潜在价值。蚜虫、蛾类卵和小型鳞翅目幼虫捕食性天敌。

益蝽 *Podisus maculiventris* (Say) 隶属于半翅目蝽科, 该属发现在多种生态系统中, 幼虫、成虫均主要取食鳞翅目幼虫。取食时, 刺入并注射用以短时间麻痹的毒液, 而后吸取猎物体体内液体 (Prasanna et al., 2018)。

2 天敌昆虫的大量繁殖

赤眼蜂的人工饲养在过去 20 年有了飞速的进展, 发现了很多的可替代寄主。替代宿主的使用是有优势的, 其饲养成本低, 步骤简便, 繁殖能力高。在最常用的昆虫中作为替代宿主的大多是蓖麻蚕、柞蚕、米蛾、麦蛾、地中海粉螟等。我国是世界上赤眼蜂应用面积最大的国家之一, 有相当成熟的繁殖体系, 因此本文不再赘述。

夜蛾黑卵蜂 *T. remus* 与赤眼蜂一样为卵寄生蜂, 因此它的繁殖方法与赤眼蜂类似。该蜂除了可利用草地贪夜蛾的卵进行繁育外, 也可以以米蛾为替代寄主繁殖。岛甲腹茧蜂 *C. insularis* 和黄带齿唇姬蜂 *C. flavicincta* 饲养方法相似, 但不同的是, 黄带齿唇姬蜂所用的人工饲料需添加抗污剂 (Prasanna et al., 2018)。具体方法是: 将 5 对雌雄蜂放在 $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$ 的实验室的饲养笼内, 相对湿度 $70\% \pm 10\%$, 每日光照 12 h, 充分交配 5 d。交配后, 每周更换 3 次食物, 每天提供约 150 头发育 3 d 的草地贪夜蛾幼虫以用于寄生, 持续一周。在每 24 h 的寄生周期后将被寄生的幼虫转移至添加食物的塑料杯内, 并将其放置在架子上。寄生蜂的第一个蛹通常出现在幼虫个体化后的第 8 天。第一批蛹出现后 3 d, 剔除未寄

生幼虫, 计算被寄生昆虫数量。7 d 后, 成虫开始出现。甲腹茧蜂属的蛹是在食物中产生的, 与之不同的是, 齿唇姬蜂属的蛹通常出现在繁殖受体的较高部位。寄生蜂的总周期平均为 22.9 d, 卵至蛹周期为 14.5 d, 完成蛹周期为 7.3 d。被寄生的幼虫比健康的毛虫少活一周左右。由于被寄生幼虫的食物消耗量仅为正常幼虫的 16.9%, 因此可能只使用未被寄生幼虫所使用食物量的三分之一。

3 草地贪夜蛾的昆虫病原微生物

3.1 昆虫病原微生物的主要类群

3.1.1 病毒 在微生物制剂中, 以杆状病毒为主的病毒型杀虫剂因其特异性强、寄主毒力强、对脊椎动物的安全性高, 被认为是最有发展潜力的生物杀虫剂 (Moscardi, 1999; Barrera *et al.*, 2011)。目前已有两种类型的杆状病毒被用于控制草地贪夜蛾, 分别为颗粒体病毒 (SfGV) (乙型杆状病毒) 和多核多角体病毒 (SfMNPV) (甲型杆状病毒)。相较之下, 多核多角体病毒在草地贪夜蛾中的应用潜力更大 (Behle and Popham, 2012; Gomez *et al.*, 2013; Haase *et al.*, 2015), 但其仅适用于草地贪夜蛾的幼虫。在自然条件下, 害虫通过取食被污染的食物 (如玉米叶) 而感染病毒。一旦摄入, 多角体 (PIB) 会在碱性中肠中溶解, 释放具有感染性的病毒粒子。这些病毒粒子感染中肠上皮细胞并在细胞核内繁殖。此外, 病毒会扩散到体腔, 感染其他组织, 如脂肪组织、表皮、气管基质, 甚至唾液腺、马氏管和血细胞, 使害虫在摄入食物 6-8 d 内死亡。感染了核多角体病毒的草地贪夜蛾取食量只有健康幼虫的 7%。感染杆状病毒的症状包括出现斑点、表皮变黄和进食减少。被感染的幼虫会自动爬至植株的较高部位, 死亡时垂下头部, 而前肢仍然附着在植株上。死亡的幼虫虫体柔软, 颜色深, 很容易被降解成富含多角体的体液, 这有助于病毒的进一步传播。

影响病毒效力和杀死害虫速度的因子很多, 比如感染病毒时的虫龄、摄入的病毒量、病毒的

毒力以及适宜病毒的气候条件, 特别是温度, 湿度和太阳辐射等。因此, 在田间应用时这些因素对病毒作用具有显著影响。此外, 其他因素, 如喷雾设备的类型、使用的配方和喷雾时间也会影响病毒的功效 (Hamm and Shapiro, 1992; Cisneros *et al.*, 2002)。

为获得更好的防治效果, 田间应用杆状病毒防治草地贪夜蛾的较佳时期为玉米植株在 6-8 叶阶段或 8-10 叶阶段。使用手动喷雾器, 对新孵化的幼虫使用建议剂量 (2.5×10^{11} PIB /hm²) 可湿性粉剂配方, 每隔一周使用一次。对杆状病毒作用评估表明, 应用病毒后幼虫最低死亡率为 79.2%-97.2%。第 2 次评估在第 2 次应用病毒后 3 d 进行, 幼虫死亡率为 86.6%-100%。在植物生长的这两个阶段中使用, 病毒的杀虫效率没有明显区别。草地贪夜蛾核型多角体病毒 SPOBIOL 已经上市, 并获得了美国的 Certis LLC 公司的许可。

值得考虑的是, 随着幼虫的生长, 它对病毒的抵抗力也会增强。因此, 幼虫龄期越小, 病毒的效率就越高。因此, 建议将杆状病毒应用于最大 1.5 cm 长的幼虫。此外使用多核多角体病毒与玉米粉和 1% 硼酸混合 (Cisneros *et al.*, 2002) 并使用微胶囊化技术 (Gomez *et al.*, 2013) 对于草地贪夜蛾的控制更加有效。

3.1.2 细菌 在用于昆虫防治的各种微生物杀虫剂中, 苏云金芽孢杆菌 (Bt) 的应用最为广泛。这些细菌存在于土壤中, 革兰氏阳性细菌产生晶体蛋白称为 δ -内毒素, 是一种杀虫剂。这些内毒素对特定的昆虫群体具有相对的特异性。虽然市面上有许多 Bt 产品可以用于鳞翅目害虫的管理, 但只有少数产品可以有效地控制草地贪夜蛾。在对其他鳞翅目害虫有效的 Bt 品种中, 草地贪夜蛾对 *Bt aizawai* 和 *Bt thuringiensis* 的抗性较强 (Polanczyk *et al.*, 2000), 对 *Bt kurstaki* 抗性较弱 (da Silva *et al.*, 2004)。此外, 内毒素对紫外线的敏感性以及生产成本高等因素限制了内毒素的广泛使用。目前, 几个研究小组一直在努力筛选针对草地贪夜蛾的有效 Bt 菌株。此外, 还观察了草地贪夜蛾种群对不同 Cry 毒素

敏感性的差异 (Monnerat *et al.* 2006), 在不同地区选择草地贪夜蛾生物农药时, 需要考虑到这些因素。目前正在对这些分离株进行进一步的生物学和分子特性鉴定。采用液体发酵、半固态发酵和固态发酵技术, 大规模生产 Bt 生物农药。除了 Cry 毒素, 草地贪夜蛾还对 Bt 培养上清液中发现的一些营养杀虫蛋白敏感 (Barreto *et al.*, 1999)。商业化 Bt 生物杀虫剂以 *Bt aizawai* 菌株为基础, 已经在非洲注册, 并在一定程度上应用。因此, 需要更多的研究评估这些生物农药对非洲草地贪夜蛾的防治效果。

3.1.3 真菌 昆虫病原真菌具有广谱作用, 可感染多种昆虫, 在自然条件下可引起昆虫流行病。真菌孢子通过表皮感染昆虫, 在昆虫体内的各种组织中繁殖, 通过破坏组织和产生毒素杀死昆虫。昆虫流行病的诱导取决于气候因素, 如风、雨或昆虫之间的接触频率。患病的昆虫停止进食, 变色 (奶油色、绿色、红色或棕色), 最终形成坚硬的钙质尸体, 真菌从中产生孢子。作为一种生物控制因素, 水分对真菌的成功起着至关重要的作用。白僵菌、绿僵菌、绿僵菌是常见的抗虫真菌。

白僵菌已被应用于夜蛾属昆虫的防治。与其他鳞翅目害虫相比, 草地贪夜蛾幼虫似乎最不易受白僵菌侵染 (Wraight *et al.*, 2010)。已有的研究表明, 在筛选的 3 个不同属 (绿僵菌属、白僵菌属和棒束孢属) 的几种真菌菌株中, 只有一株球孢白僵菌菌株在感染草地贪夜蛾 2 龄幼虫实验中造成 30% 的死亡率。目前正筛选分离对草地贪夜蛾其他生长发育阶段有效的菌株。

3.1.4 线虫 利用昆虫病原线虫, 特别是嗜菌异小杆线虫 *Heterorhabditis bacteriophora*、印度小杆线虫 *Heterorhabditis indica* 和小卷蛾斯氏线虫 *Steinernema carpocapsae* 进行生物防治是目前研究较少但前景广阔的防治策略之一, 可以控制许多土壤害虫和其他害虫, 包括夜蛾。据报道, 当有益线虫密度达到每平方公里 23 000 只时, 能有效侵染草地贪夜蛾幼虫和成虫。这些昆虫病原线虫需要在清晨或夜间较晚的时候施用, 此时

的草地贪夜蛾幼虫非常活跃, 容易被线虫发现。在这段时间内使用线虫的另一个好处是, 线虫很少暴露在紫外线下, 因为如果暴露在紫外线下, 它们会立即死亡 (Shapiro-Ilan *et al.*, 2006)。

Garcia 等 (2008) 研究表明, 每培养皿中使用 280 头具有侵染能力的斯氏线虫 *Steinernema* sp. 可使 3 龄草地贪夜蛾幼虫死亡率达到 100%, 而同等条件下使用 400 头印度小杆线虫的草地贪夜蛾幼虫死亡率为 75%。此外, Molina-Ochoa 等 (1999) 报道, 小卷蛾斯氏线虫和 *S. riobravus* 能有效控制草地贪夜蛾预蛹。昆虫病原线虫与耐药玉米须混合能提高草地贪夜蛾预蛹的死亡率, 可用于综合治理。在草地贪夜蛾 IPM 项目中使用杀虫剂之前, 研究和评估包括生物杀虫剂和昆虫病原线虫在内的杀虫剂的兼容性是至关重要的。Kaya 等 (2006) 认为非洲大陆具有巨大的发生潜力以及昆虫病原线虫的探索, 但目前只有少数几个国家进行了调查。在埃及, 在一些 IPM 项目中对线虫存活率、传染性和毒力方面进行了研究, 研究表明在埃及的农作系统中利用昆虫病原线虫进行生物防治显示出良好的潜力。虽然还没有商业应用报道, 但昆虫病原线虫在生物防治和 IPM 中显示了巨大的潜力和适用性, 因此有必要对昆虫病原线虫开展深入研究和探索。

3.2 昆虫病原微生物的规模化生产

自 1984 年以来, 巴西一直在研究用于控制草地贪夜蛾的病原体, 尤其是杆状病毒。Valicente 和 Tuelher (2009) 及 Valicente 等 (2010) 给小型或中等规模的生物工厂提供了一种简单的方法来生产杆状病毒, 可以应用于已经建立有害生物防治的非洲国家。

首先要获得侵染杆状病毒。侵染的杆状病毒可以从田间如玉米植物中获得或从其他渠道购买, 例如从已经培养杆状病毒的实验室购买。杆状病毒可湿性粉剂的配制分三步进行: 幼虫的选择和收集, 浸渍和干燥。贮藏条件可能影响杆状病毒的传染性。因此, 必须确定生物制品的货架期, 使其能够安全使用, 获得预期的控制效率。

利用高岭土和沸石这两种不同的惰性材料验证了杆状病毒的有效性。贮存一年后, 其防治效果没有降低, 评价时间和配方中使用的惰性物质也没有显著差异。

4 草地贪夜蛾的生物防治实践

4.1 寄生蜂的释放应用

我国是世界上赤眼蜂应用面积最大的国家之一, 有近十种赤眼蜂通过替代寄主蓖麻蚕、柞蚕和米蛾的卵被大量繁殖和推广应用, 其中规模较大的有松毛虫赤眼蜂、螟黄赤眼蜂、玉米螟赤眼蜂、广赤眼蜂、稻螟赤眼蜂等, 主要用于玉米、甘蔗、棉花等农作物及一些林木果树的害虫防治 (Wang *et al.*, 2014)。因此, 通过大规模生产释放赤眼蜂, 如短管赤眼蜂 *T. pretiosum*, 控制草地贪夜蛾将是一种行之有效的途径。Correa Figueiredo 等 (2015) 在玉米田大规模释放短管赤眼蜂, 其对草地贪夜蛾卵寄生率可达 79.2%。同时, 与对照相比, 释放寄生蜂大田玉米平均每公顷增产约 19.4%。

与赤眼蜂相比, 夜蛾黑卵蜂对夜蛾科害虫具有高度选择性, 因此利用该蜂防治草地贪夜蛾更有潜力。夜蛾黑卵蜂在大部分美洲草地贪夜蛾分布区域有分布。虽然夜蛾黑卵蜂在自然条件下对草地贪夜蛾卵的寄生率适中, 但在美国、巴西、委内瑞拉、墨西哥等南美国家利用夜蛾黑卵蜂防治草地夜蛾已经收到显著成效 (Cave, 2000; Carneiro *et al.*, 2009; Bueno *et al.*, 2010b; Figueiredo *et al.*, 2010; Pomari *et al.*, 2013b)。20 世纪 80 年代早期在非洲佛得角群岛曾释放夜蛾黑卵蜂, 但是该蜂是否在该地建立种群尚未得到证实 (Lobo Lina and van Harten, 1985)。截止目前为止, 夜蛾黑卵蜂已被引入多个国家包括印度、巴基斯坦、澳大利亚、新西兰、加勒比海地区、哥伦比亚、委内瑞拉等用于防治夜蛾科害虫 (Kenis *et al.* 2019)。在田间每公顷释放夜蛾黑卵蜂 5 000-8 000 头, 其田间寄生率可达 80%-100% (Pomari *et al.*, 2013a)。我国研究人员 2009 年在广州地区葱地的甜菜夜蛾 *Spodoptera*

exigua (Hübner) 卵块上首次采获此蜂, 并以甜菜夜蛾卵作为繁育与靶标寄主, 从个体发育、温度、冷藏、寄主适合性、种间竞争等方面对该蜂的生物学、生态学特性开展了较为系统的研究, 并进行了初步的田间防控试验。结果表明在田间释放 5 000 头夜蛾黑卵蜂, 在距放蜂中心点 45 m 的范围内, 对甜菜夜蛾均有较好的控制效果, 控制效果率达到 74.99%-79.95%。其中, 在离放蜂中心点 25 m 处, 控制效果最佳, 达到 87.71% (唐雅丽等, 2010; 杨莹等, 2012; 陈丽等, 2013)。

Neto 等 (2004) 报道, 在玉米大田释放黄带齿唇姬蜂可明显减低草地贪夜蛾对玉米危害, 其寄生率随着寄生蜂释放数量增多而升高, 最高可达 50%。与对照相比, 释放黄带齿唇姬蜂的玉米大田产量明显增加, 约增产 11%。因此, 在美洲地区, 黄带齿唇姬蜂作为生物防治有效因子已被广泛使用 (Neto *et al.*, 2004; Matrangolo *et al.*, 2010)。

在草地贪夜蛾的几种寄生蜂中, 岛甲腹茧蜂属于自然地理分布最广的一类, 常见于美国和整个南非。在南非和埃及也有发现。自然条件下岛甲腹茧蜂对草地贪夜蛾寄生率从 6.63%-21.96% 不等 (Molina-Ochoa *et al.*, 2004; Murua *et al.*, 2009)。同时, 由于岛甲腹茧蜂 *C. insularis* 比赤眼蜂 *Trichogramma* 或夜蛾黑卵蜂 *Telenomus* 要大得多, 所以岛甲腹茧蜂 *C. insularis* 在今后生物防治应用中更具竞争力。

除了以上提到几种寄生蜂之外, 其他几种姬蜂和茧蜂也被认为在抑制草地夜蛾幼虫种群中发挥了重要作用。例如, *Cotesia icipe* Fernandez-Triana & Fiaboe、*Cotesia marginiventris* Cresson 和索诺齿唇姬蜂 *Campoletis sonorensis* (Cameron) 能显著减少害虫的取食, 从而降低潜在的经济损失 (Jourdie *et al.*, 2009, 2010; Desneux *et al.*, 2010; Prasanna *et al.*, 2018)。

4.2 生态调控提高天敌生态服务功能

通过对农田生态系统的主动设计和调控, 可

以提高天敌对害虫的控制效能和其他生态服务功能。在非洲草地贪夜蛾的控制中,研究人员提出了一套生态调控措施,值得借鉴。Harrison 等 (2019) 建议通过以下生态调控方法,发挥自然天敌的作用,从而有效地控制草地贪夜蛾的危害:(1) 覆盖作物残留物以保护土壤表面,不仅能增加碳元素改善土壤肥力,还能为捕食性天敌,如蜘蛛、蠋螋、甲虫和蚂蚁等,提供栖息地;(2) 将玉米与吸引天敌的其他植物进行间作或轮作,增加田间的天敌昆虫种类和数量,并通过嗅觉提示的产生阻止害虫产卵;(3) 种植蜜源植物,吸引寄生蜂和蚂蚁种群;(4) 为捕食性蜂类或蚂蚁提供巢址可用于增强当地捕食性昆虫的种群和数量;(5) 食虫鸟类和蝙蝠在减少多种农业生态系统中的有害生物丰富度方面发挥着重要作用,因此增加田埂边的边界树,为鸟类和蝙蝠提供栖息地,并通过遮荫和遮蔽增加农场栖息地的结构多样性;(6) 允许杂草在玉米行之间或沿田间边缘生长,可以为昆虫捕食者提供栖息地,并通过提供花蜜来支持寄生蜂和捕食性蜂类,但杂草也可以与作物竞争,有时为害虫提供替代宿主,因此需要详细了解它们的影响;(7) 田地边缘环境的多样化多为食性捕食者,如蜘蛛、甲虫、蠋螋和蚂蚁等,提供栖息地。

5 展望

虽然草地贪夜蛾于今年才传入我国,但是短短几个月时间已经扩散到我国南方所有省份,造成了严重的经济损失。美洲各国多年的研究和实践已表明,草地贪夜蛾的天敌资源相当丰富,且展示出了良好的控制效果 (Cave, 2000; Neto *et al.*, 2004; Bueno *et al.*, 2010b; Carneiro *et al.*, 2009; Figueiredo *et al.*, 2010; Matrangolo *et al.*, 2010; Pomari *et al.*, 2013b; Correa Figueiredo *et al.*, 2015)。因此,我国应当高度重视对草地贪夜蛾天敌的研究和利用。我们必须对我国草地贪夜蛾的天敌资源的进行本底调查、评价和保护,筛选和利用最有效的天敌种类,为草地贪夜蛾天敌的人工大规模饲养、繁殖与释放提供科学

依据,使天敌资源在我国的草地贪夜蛾控制中地发挥持续的重要作用。

参考文献 (References)

- Barrera G, Simon O, Villamizar L, Williams T, Caballero P, 2011. *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus as a potential biological insecticide: Genetic and phenotypic comparison of field isolates from Colombia. *Biological Control*, 58(2): 113–120.
- Barreto MR, Loguercio LL, Valicente FH, Paiva E, 1999. Insecticidal activity of culture supernatants from *Bacillus thuringiensis* berliner strains against *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*, 28(9): 675–685.
- Behle RW, Popham HJR, 2012. Laboratory and field evaluations of the efficacy of a fast-killing baculovirus isolate from *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 109(2): 194–200.
- Beserra EB, Dias CTD, Parra JRP, 2002. Distribution and natural parasitism of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs at different phenological stages of corn. *Florida Entomologist*, 85(4): 588–593.
- Bratti A, 1993. In vitro rearing of *Lydella thompsoni* Herting and *Archytas marmoratus* (Town.) (Dip. Tachinidae) larval stages: preliminary results. *Istituto di Entomologia "Guido Grandi" Univita di Bologna*, 48: 93–100.
- Bueno R, Bueno AD, Parra JRP, Vieira SS, de Oliveira LJ, 2010a. Biological characteristics and parasitism capacity of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera, Trichogrammatidae) on eggs of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(2): 322–327.
- Bueno R, Bueno AD, Xavier MFD, Carvalho MM, 2014. *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitism on eggs of *Anticarsia gemmatilis* (Lepidoptera: Eribidae) compared with its natural host *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 107(4): 799–808.
- Bueno R, Carneiro TR, Bueno AD, Pratisoli D, Fernandes OA, Vieira SS, 2010b. Parasitism capacity of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) on *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) eggs. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53(1): 133–139.
- Carneiro TR, Fernandes OA, Cruz I, 2009. Influence of females intraspecific competition and lack of host on *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera, Scelionidae) parasitism on *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae) eggs. *Revista*

- Brasileira de Entomologia*, 53(3): 482–486.
- Carneiro TR, Fernandes OA, Cruz I, Bueno R, 2010. Functional response of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera, Scelionidae) to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae) eggs: effect of female age. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(4): 692–696.
- Carpenter JE, Proshold FI, 2000. Survival of *Archytas marmoratus* (Diptera: Tachinidae) from superparasitized corn earworm larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 29(3): 606–611.
- Cave RD, 2000. Biology, ecology and use in pest management of *Telenomus remus*. *Biocontrol News and Information*, 21(1): 21N–26N.
- Chen L, Chen KW, Liang GW, 2013. Antennal sensilla of female *Telenomus remus* observed with scanning electron microscopy. *Journal of South China Agricultural University*, 34(1): 72–75. [陈丽, 陈科伟, 梁广文, 2013. 夜蛾黑卵蜂雌蜂触角传感器的扫描电镜观察. 华南农业大学学报, 34(1): 72–75.]
- Cisneros J, Perez JA, Penagos DI, Ruiz J, Goulson D, Caballero P, Cave RD, Williams T, 2002. Formulation of a nucleopolyhedrovirus with boric acid for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in maize. *Biological Control*, 23(1): 87–95.
- Correa Figueiredo MdL, Cruz I, da Silva RB, Foster JE, 2015. Biological control with *Trichogramma pretiosum* increases organic maize productivity by 19. 4%. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3): 1175–1183.
- da Silva SMB, Silva-Werneck JO, Falcao R, Gomes AC, Fragoso RR, Quezado MT, Neto OBO, Aguiar JB, de Sa MFG, Bravo A, Monnerat RG, 2004. Characterization of novel Brazilian *Bacillus thuringiensis* strains active against *Spodoptera frugiperda* and other insect pests. *Journal of Applied Entomology*, 128(2): 102–107.
- Dequech STB, Camera C, Sturza VS, Ribeiro LD, Querino RB, Poncio S, 2013. Population fluctuation of *Spodoptera frugiperda* eggs and natural parasitism by *Trichogramma* in maize. *Acta Scientiarum-Agronomy*, 35(3): 295–300.
- Dequech STB, Da Silva RFP, Fiuza LM, 2005. Interaction between *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera : Noctuidae), *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae) and *Bacillus thuringiensis* aizawai, in laboratory. *Neotropical Entomology*, 34(6): 937–944.
- Desneux N, Ramirez-Romero R, Bokkonon-Ganta AH, Bernal JS, 2010. Attraction of the parasitoid *Cotesia marginiventris* to host (*Spodoptera frugiperda*) frass is affected by transgenic maize. *Ecotoxicology*, 19(7): 1183–1192.
- Escribano A, Williams T, Goulson D, Cave RD, Chapman JW, Caballero P, 2001. Consequences of interspecific competition on the virulence and genetic composition of a nucleopolyhedrovirus in *Spodoptera frugiperda* larvae parasitized by *Chelonus insularis*. *Biocontrol Science and Technology*, 11(5): 649–662.
- FAO, 2018. Integrated management of the fall armyworm on maize. A guide for Farmer Field Schools in Africa. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1–139.
- Feldmann F, Rieckmann U, Winter S, 2019. The spread of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Africa: What should be done next? *Journal of Plant Diseases and Protection*, 126(5): 97–101.
- Figueiredo MDLC, Della Lucia TMC, Cruz I, 2010. Effect of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) density on control of *Spodoptera frugiperda* (Smith)(Lepidoptera: Noctuidae) egg masses upon release in a maize field. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 1(2): 12–19.
- Garcia LC, Raetano CG, Leite LG, 2008. Application technology for the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis indica* and *Steinernema* sp. (Rhabditida : Heterorhabditidae and Steinernematidae) to control *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera : Noctuidae) in corn. *Neotropical Entomology*, 37(3): 305–311.
- Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, Togola A, Tamo M, 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa. *PLoS ONE*, 11(10): e0165632.
- Gomez J, Guevara J, Cuartas P, Espinel C, Villamizar L, 2013. Microencapsulated *Spodoptera frugiperda* nucleopolyhedrovirus: insecticidal activity and effect on arthropod populations in maize. *Biocontrol Science and Technology*, 23(7): 829–846.
- Gross HR Jr, Johnson R, 1985. *Archytas marmoratus* (Diptera: Tachinidae) advances in large-scale rearing and associated biological studies. *Journal of Economic Entomology*, 78(6): 1350–1353.
- Haase S, Sciocco-Cap A, Romanowski V, 2015. Baculovirus insecticides in Latin America: Historical overview, current status and future perspectives. *Viruses-Basel*, 7(5): 2230–2267.
- Hamm JJ, Shapiro M, 1992. Infectivity of fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae) nuclear polyhedrosis-virus enhanced by a fluorescent brightener. *Journal of Economic Entomology*, 85(6): 2149–2152.
- Harrisona RD, Thierfelderb C, Baudronc F, Chinwadam P, Midegae

- C, Schaffner U, van den Bergg J, 2019. Agro-ecological options for fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* JE Smith) management: Providing low-cost, smallholder friendly solutions to an invasive pest. *Journal of Environmental Management*, 243: 318–330.
- Jourdie V, Alvarez N, Molina-Ochoa J, Williams T, Bergvinson D, Benrey B, Turlings TCJ, Franck P, 2010. Population genetic structure of two primary parasitoids of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera), *Chelonus insularis* and *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera): to what extent is the host plant important? *Molecular Ecology*, 19(10): 2168–2179.
- Jourdie V, Alvarez N, Turlings TCJ, Franck P, 2009. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in two primary parasitoids of the noctuid *Spodoptera frugiperda*: *Chelonus insularis* and *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera). *Molecular Ecology Resources*, 9(1): 171–173.
- Kaya HK, Aguillera MM, Alumai A, Choo HY, de la Torre M, Fodor A, Ganguly S, Hazir S, Lakatos T, Pye A, Wilsonk M, Yamanaka S, Yang HW, Ehlers RU, 2006. Status of entomopathogenic nematodes and their symbiotic bacteria from selected countries or regions of the world. *Biological Control*, 38(1): 134–155.
- Kenis M, du Plessis H, Van den Berg J, Ba MN, Goergen G, Kwadjo KE, Baoua I, Tefera T, Buddie A, Cafa G, Offord L, Rwomushana I, Polaszek A, 2019. *Telenomus remus*, a candidate parasitoid for the biological control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already present on the continent. *Insects*, 10(4): 92.
- Lobo Lina M, van Harten A, 1985. Luta biológica contra as pragas de culturas em Cabo Verde situação actual a programas futuros. *Revista Investigação Agrária CEA, Sér A*, 1: 3–11.
- Matrangolo WJR, Martins-Dias AMP, Cruz I, 2010. Aspectos biológicos de *Campoletis flavicincta* (Ashmead)(Hymenoptera: Ichneumonidae) e interações com o vírus da poliedrose nuclear de *Spodoptera frugiperda*. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 6(1): 207.
- Molina-Ochoa J, Carpenter JE, Heinrichs EA, Foster JE, 2003. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean Basin: An inventory. *Florida Entomologist*, 86(3): 254–289.
- Molina-Ochoa J, Carpenter JE, Lezama-Gutierrez R, Foster JE, Gonzalez-Ramirez M, Angel-Sahagun CA, Farias-Larios J, 2004. Natural distribution of Hymenopteran parasitoids of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in Mexico. *Florida Entomologist*, 87(4): 461–472.
- Molina-Ochoa J, Lezama-Gutierrez R, Hamm JJ, Wiseman BR, Lopez-Edwards M, 1999. Integrated control of fall armyworm (Lepidoptera : Noctuidae) using resistant plants and entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae). *Florida Entomologist*, 82(2): 263–271.
- Monnerat R, Martins E, Queiroz P, Orduz S, Jaramillo G, Benintende G, Cozzi J, Real MD, Martinez-Ramirez A, Rausell C, Cerón J, Ibarra JE, Del Rincon-Castro MC, Espinoza AM, Meza-Basso L, Cabrera L, Sánchez J, Soberon M, Bravo A, 2006. Genetic variability of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) populations from Latin America is associated with variations in susceptibility to *Bacillus thuringiensis* cry toxins. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(11): 7029–7035.
- 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): 286–301.
- Moscardi F, 1999. Assessment of the application of baculoviruses for control of Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 44: 257–289.
- Murua MG, Molina-Ochoa J, Fidalgo P, 2009. Natural distribution of parasitoids of larvae of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in Argentina. *Journal of Insect Science*, 9(1): 20. doi: 10.1673/031.009.2001.
- Neto FCM, Zanuncio JC, Cruz I, Guedes RNC, Picanco MC, 2005. Progeny production and parasitism by *Campoletis flavicincta* (Hym. : Ichneumonidae) as affected by female ageing. *Biological Agriculture & Horticulture*, 22(4): 369–378.
- Neto FDC, Cruz I, Zanuncio JC, Silva CHO, Picanco MC, 2004. Parasitism by *Campoletis flavicincta* on *Spodoptera frugiperda* in corn. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 39(11): 1077–1081.
- Nixon GEJ, 1937. Some Asiatic Telenominæ (Hym., Proctotrupoidea). *Annals and Magazine of Natural History*, 20(10): 444–475.
- Noyes JS, 2019. Universal chalcidoidea database. World Wide Web electronic publication. 2019-03-15, <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoidea>.
- Patel PN, Habib MEM, 1987. Biological studies on *Campoletis Flavicincta* (Ashmead, 1890) (Hym, Ichneumonidae), an endoparasite of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Abbot And Smith, 1797) (Lepid, Noctuidae). *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*, 104(1): 28–35.
- Penaflor M, Sarmento MMD, da Silva CSB, Werneburg AG, Bento JMS, 2012. Effect of host egg age on preference, development and arrestment of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae). *European Journal of Entomology*, 109(1): 15–20.
- Polanczyk RA, da Silva RFP, Fiuza LM, 2000. Effectiveness of

- Bacillus thuringiensis* strains against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae). *Brazilian Journal of Microbiology*, 31(3): 165–167.
- Pomari AF, Bueno AD, Bueno R, Menezes AD, Fonseca A, 2013a. Releasing number of *Telenomus remus* (Nixon) (Hymenoptera: Platygasteridae) against *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) in corn, cotton and soybean. *Ciência Rural*, 43(3): 377–382.
- Pomari AF, Bueno AdF, Bueno RCOdF, Junior M, de Oliveiras A, Fonseca ACPF, 2013b. Releasing number of *Telenomus remus* (Nixon)(Hymenoptera: Platygasteridae) against *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) in corn, cotton and soybean. *Ciência Rural*, 43(3): 377–382.
- Prasanna B, Huesing J, Eddy R, Peschke V, 2018. Fall Armyworm in Africa: A Guide for Integrated Pest Management. Wallingford: CAB International. 1–109.
- Queiroz AP, Bueno AD, Pomari-Fernandes A, Grande MLM, Bortolotto OC, da Silva DM, 2017. Quality control of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) reared on the factitious host *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera: Pyralidae) for successive generations. *Bulletin of Entomological Research*, 107(6): 791–798.
- Rwomushana I, Bateman M, Beale T, Besch P, Cameron K, Chiluba M, Clotley V, Davis T, Day R, Early R, Godwin J, Gonzalez-Moreno P, Kansime M, Kenis M, Makale F, Mugambi I, Murphy S, Nunda W, Phiri N, Pratt C, Tambo J, 2018. Fall armyworm: Impacts and implications for Africa. Evidence note update. Wallingford: CAB International. 1–53.
- Salas Araiza MD, 2018. Natural enemies of the fall armyworm and the corn earworm in sorghum and maize in Irapuato, Guanajuato, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 43(3): 715–722.
- Shapiro-Ilan DI, Gouge DH, Piggott SJ, Fife JP, 2006. Application technology and environmental considerations for use of entomopathogenic nematodes in biological control. *Biological Control*, 38(1): 124–133.
- Shylesha AN, Jalali SK, Gupta A, Varshney R, Venkatesan T, Shetty P, Ojha R, Ganiger PC, Navik O, Subaharan K, Bakthavatsalam N, Ballal CR, Raghavendra A, 2018. Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies. *Journal of Biological Control*, 32(3): 145–151.
- Silva RB, Cruz I, Penteado-Dias AM, 2014. First report of *Dolichozele koebele* Viereck, 1911 (Hymenoptera: Braconidae) on larvae of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) in maize (*Zea mays* L.) under different cropping systems. *Brazilian Journal of Biology*, 74(3): 218–222.
- Tang YL, Chen KW, Xu ZF, 2013. Study on ontogenesis of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae). *Journal of Changjiang Vegetables*, 18: 1–3. [唐雅丽, 陈科伟, 许再福, 2010. 夜蛾黑卵蜂(*Telenomus remus* Nixon)个体发育研究. 长江蔬菜, 18: 1–3.]
- Valicente FH, Tuelher ES, 2009. Controle Biológico da Lagarta do Cartucho, *Spodoptera frugiperda*, com *Baculovirus*. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo. 1–14.
- Valicente FH, Tuelher ES, Barros EC, 2010. Processo de formulação do *Baculovirus spodoptera* em pómolhável. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo. 1–5.
- van Harten A, 1991. Influence of parasitoids on the mortality of pests in vegetable cultivation in Cape Verde. *Journal of Applied Entomology*, 111(5): 521–525.
- Vieira NF, Pomari-Fernandes A, Lemes AAF, Vacari AM, De Bortoli SA, Bueno AD, 2017. Cost of production of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) grown in natural and alternative hosts. *Journal of Economic Entomology*, 110(6): 2724–2726.
- Wang ZY, He KL, Zhang F, Lu X, Babendreier D, 2014. Mass rearing and release of *Trichogramma* for biological control of insect pests of corn in China. *Biological Control*, 68: 136–144.
- Wraight SP, Ramos ME, Avery PB, Jaronski ST, Vandenberg JD, 2010. Comparative virulence of *Beauveria bassiana* isolates against lepidopteran pests of vegetable crops. *J. Invertebr. Pathol.*, 103(3): 186–199.
- Xiang YY, Zhang F, 2011. Review of application research on *Trichogramma westwood* in biological control in China. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 40(12): 20–24. [向玉勇, 张帆, 2011. 赤眼蜂在我国生物防治中的应用研究进展. 河南农业科学, 40(12): 20–24.]
- Yang Y, Han Y, Fang ZhH, Xu ZF, 2012. Effect of host egg age and contact time on the parasitic capacity of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6): 1490–1495. [杨莹, 韩勇, 方祝红, 许再福, 2012. 寄主卵龄和接触时间对夜蛾黑卵蜂寄生能力的影响. 应用昆虫学报, 49(6): 1490–1495.]
- Yu DSK, van Achterberg C, Horstmann K, 2016. Taxapad 2016, Ichneumonoidea 2015. Taxapad database on flash-drive, Ottawa, Can. 2019-03-15.
- Zenner I, Alvarez A, Barreto S, 2006. Influence of parasitism by *Chelonius insularis* Cresson (Hymenoptera : Braconidae) on the susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera : Noctuidae) to insecticides. *Neotropical Entomology*, 35(6): 818–822.