



# 草地贪夜蛾抗药性概况及其治理对策\*

吴益东\*\* 沈慧雯 张 正 王兴亮 施 雨 武淑文 杨亦桦

(南京农业大学植物保护学院, 南京 210095)

**摘 要** 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是一种原产于美洲热带和亚热带地区的世界性害虫, 主要为害玉米、高粱、花生和大豆等作物。多食性、高繁殖力、迁飞能力强和易产生抗药性等生物学特性强化了草地贪夜蛾的害虫地位。草地贪夜蛾于 2019 年 1 月入侵中国云南等地后迅速蔓延扩散至十多个省份。喷施化学杀虫剂是我国当前有效防控草地贪夜蛾的重要手段, 但入侵我国的草地贪夜蛾已携带对有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂的抗性基因, 因此需要加强抗药性监测工作, 并依据抗药性水平进行精准选药。本文对草地贪夜蛾抗药性测定方法、抗药性发生概况以及抗药性机制进行了综述, 并对我国草地贪夜蛾抗药性测定方法和治理策略提出建议。

**关键词** 草地贪夜蛾; 抗药性监测; 抗药性机制; 抗药性治理

## Current status of insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* and counter measures to prevent its development

WU Yi-Dong\*\* SHEN Hui-Wen ZHANG Zheng WANG Xing-Liang  
SHI Yu WU Shu-Wen YANG Yi-Hua

(College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract** *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) is native to tropical and subtropical regions of the Americas but is now a major global agricultural pest. *S. frugiperda* larvae attack a wide range of crops including maize, sorghum, peanut and soybean. This pest has four characteristics that exacerbate its pest status: polyphagy, high fecundity, strong migratory ability and the ability to develop resistance to insecticides. Since it invaded Yunnan province in January 2019, *S. frugiperda* is spreading rapidly through a dozen other Chinese provinces. Currently, control of *S. frugiperda* in China mainly relies on spraying chemical insecticides. However, some of the first *S. frugiperda* to invade China already carried genes conferring resistance to organophosphorus and carbamate insecticides. There is an urgent need to determine the resistance status of *S. frugiperda* in China so that the insecticides that are most effective against this pest can be identified and deployed. This paper reviews the monitoring methods and current status of *S. frugiperda*, and the mechanisms responsible for insecticide resistance in this species. Methods for monitoring and managing resistance in *S. frugiperda* in China are suggested.

**Key words** *Spodoptera frugiperda*; insecticide resistance; resistance mechanism; resistance management

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) 是鳞翅目夜蛾科灰翅夜蛾属的一种迁飞性害虫, 起源于美洲热带和亚热带地区。草地贪夜蛾的寄主范围十分广泛, 包括 76 科 353 种寄主植物 (Montezano *et al.*, 2018)。草地贪夜蛾

分为玉米型和水稻型, 玉米型主要危害玉米、高粱、棉花等作物, 水稻型主要危害水稻和牧草 (Pashley *et al.*, 1995)。2016 年 1 月草地贪夜蛾入侵非洲西部地区, 并在 2 年内扩散至整个撒哈拉沙漠以南非洲地区 (Goergen *et al.*, 2016);

\*资助项目 Supported projects: 中央高校基本科研业务费专项资金 (KYZ201920)

\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: wyd@njau.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-05-18; 接受日期 Accepted: 2019-06-22

2018 年 5 月入侵印度,并在 3 个月内扩散至整个印度 (Shylesha *et al.*, 2018)。草地贪夜蛾于 2019 年初自缅甸侵入我国云南普洱 (姜玉英等, 2019),截至 2019 年 6 月 26 日,已扩散至 19 个省份的 1 000 多个县,主要为害玉米等作物 (中华人民共和国农业农村部, 2019a; 全国农业技术推广中心, 2019)。

在草地贪夜蛾的原产地美洲地区,2000 年以前主要依赖喷施传统化学杀虫剂 (有机磷、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯类杀虫剂),并导致部分田间种群产生了抗药性 (Carvalho *et al.*, 2013); 2000 年以后主要依靠种植 Bt 抗虫玉米 (表达 Cry1F) 进行防控,但是该害虫首先于 2007 年在波多黎各对 Cry1F 产生抗性并导致 Bt 抗虫玉米防效下降 (Storer *et al.*, 2010),其后在巴西、阿根廷和美国南部也发现该害虫对 Cry1F 产生高水平抗性。草地贪夜蛾的 Bt 抗性直接导致在南美洲大部分地区仍需要使用大量杀虫剂进行防控,使用品种以双酰胺类、多杀菌素和溴虫腈等新型杀虫剂为主 (Burtet *et al.*, 2017)。

草地贪夜蛾已对 41 种杀虫剂有效成分产生了不同程度的抗性,产生抗性的杀虫剂既包括有机磷、拟除虫菊酯等传统杀虫剂,也包括双酰胺、多杀菌素等新型杀虫剂 (APRD, 2019)。草地贪夜蛾具有多食性、高繁殖力和迁飞能力强等生物学特性非常有利于抗性基因的扩散,因此加强抗药性监测预警及抗性治理对于我国草地贪夜蛾的有效防控尤为重要。本文对草地贪夜蛾抗药性测定方法、抗药性发生概况和抗药性机制进行了综述,并对我国草地贪夜蛾抗药性监测方法和治理对策提出建议。

## 1 抗药性测定方法

目前已报道的草地贪夜蛾的抗药性检测方法有四种,包括点滴法、浸虫法、饲料混毒法和饲料表面涂药法。

### 1.1 点滴法 (Topical application method)

将药剂原药溶于丙酮并稀释成系列浓度 (5 个以上),以不含药剂的丙酮作为对照。用微量

进样器将 1  $\mu$ L 药液点滴于 4 龄初幼虫前胸背板,每个浓度设置两个重复,每个重复处理 10 头试虫。处理后的试虫单头放入含 1 g 人工饲料的闪烁瓶,置于温度为 25  $^{\circ}$ C,光周期为 16:8 (L:D) 的环境条件下饲养,48 h 后检查试虫死亡情况。采用 Finney (1971) 建立的机率值分析法,计算剂量-反应曲线的斜率值、LD<sub>50</sub> 及其 95%置信限 (Yu, 1991)。

### 1.2 浸虫法 (Larval immersion method)

将待测药剂的商品制剂用水稀释成系列浓度 (5-7 个),以水作为对照。取 3 龄试虫,在药剂中浸泡 30 s,每个浓度设置 10 次重复,每重复处理 5 头试虫。浸泡后的试虫经吸水纸处理后分别转入塑料杯 (不提供食物),置于温度为 (28  $\pm$  5)  $^{\circ}$ C,相对湿度为 70%,光周期为 12:12 (L:D) 的环境条件下饲养,24 h 后检查试虫存活情况。采用机率值分析法计算浓度-反应曲线的斜率值、LC<sub>50</sub> 值及其 95%置信限 (Rios-Diez and Saldamando-Benjumea, 2011)。

### 1.3 饲料混毒法 (Diet incorporation method)

该方法为国际杀虫剂抗药性行动委员会推荐,可用于草地贪夜蛾等夜蛾科幼虫药剂敏感性测定 (IRAC, 2011)。将不同浓度的待测药液用水稀释后均匀混入人工饲料中,以混毒的饲料饲喂试虫,以未加药剂的饲料为对照。在多孔培养板中分别加入适量饲料,并在每孔中接入 1 头 2 龄末或 3 龄初的试虫,每个浓度至少处理 24 头试虫。置于 (24  $\pm$  3)  $^{\circ}$ C,相对湿度为 30%-60%,光周期为 16:8 (L:D) 的条件中饲养。根据药剂作用快慢确定检查结果时间 (双酰胺类药剂建议 168 h)。采用机率值分析法计算浓度-反应曲线的斜率值、LC<sub>50</sub> 值及其 95%置信限。

### 1.4 饲料表面涂药法 (Diet overlay method)

待测药剂用水稀释成系列浓度,以水作为对照。在多孔培养板或小塑料杯中加入人工饲料,将 100  $\mu$ L 药液均匀涂布于饲料表面,置于室温下晾干后接入 1 头 3 龄幼虫,每个浓度至少处理 30 头试虫。置于温度为 (22  $\pm$  1)  $^{\circ}$ C,相对

湿度为  $40\% \pm 5\%$  的环境中饲养, 120 h 后检查结果。采用机率值分析法计算浓度-反应曲线的斜率值、 $LC_{50}$  值及其 95% 置信限 (Nascimento *et al.*, 2016)。

### 1.5 建议采用的草地贪夜蛾抗药性测定方法

上述 4 种测定方法, 各有特点及特定的适用范围。点滴法和浸虫法主要测定杀虫剂的触杀作用, 而饲料混毒法和表面涂药法能反映所测杀虫剂的触杀和胃毒作用。饲料混毒法比较适合有钻蛀习性的幼虫, 在操作上比较复杂, 药剂在饲料中分布的均匀性会影响实验结果的重复性; 饲料表面涂药法在操作上比较简便, 能全面反映杀虫剂的作用方式。考虑到草地贪夜蛾低龄幼虫在人工饲料上钻蛀行为不明显, 我们推荐采用饲料表面涂药法进行杀虫剂毒力测定。

建议的饲料表面涂药法具体步骤如下: 在 24 孔培养板中, 每孔分别加入冷却至  $60^{\circ}\text{C}$  左右的人工饲料 900  $\mu\text{L}$ , 置于室温下自然固化。将测试药剂原药以丙酮配置成母液, 将母液用水稀释成 5-7 个浓度梯度, 以水为对照。在每孔人工饲料表面加入 100  $\mu\text{L}$  的药剂溶液, 置于室温下晾干。在 24 孔培养板中每孔接入 1 头 3 龄初幼虫。每个浓度处理 48 头。接虫后的培养板用两层黑色棉布覆盖后再盖上培养板盖以防止试虫逃逸, 置于  $(25 \pm 2)^{\circ}\text{C}$ , 相对湿度为 40%-60%, 光周期为 16:8 (L:D) 的条件中饲养, 72 h 后检查结果, 以小毛笔轻触虫体不能协调爬行为死亡, 对照死亡率控制在 5% 以下。采用机率值分析法计算浓度-反应曲线的斜率值、 $LC_{50}$  值及其 95% 置信限等参数。

## 2 抗药性发生情况

在美洲热带和亚热带地区, 使用化学杀虫剂是防控草地贪夜蛾的重要手段, 长期的药剂选择压力使草地贪夜蛾田间种群对多种药剂进化出不同程度的抗药性。Young 和 McMillian (1979) 首次报道采自美国佐治亚州的草地贪夜蛾 Tifton 种群对甲萘威产生了抗性。1989-1990 年, 美国佛罗里达州北部种群对拟除虫菊酯类、有机磷类

和氨基甲酸酯类杀虫剂的抗性水平高达 216 倍、271 倍和大于 193 倍 (Yu, 1991), 中部和南部种群对上述 3 类药剂的抗性水平高达 264 倍、517 倍和 507 倍 (Yu, 1992)。2002 年, 美国佛罗里达州 Citra 和 Gainesville 种群对甲萘威产生了 626 倍、1 159 倍的高水平抗性, 对甲基对硫磷抗性为 30 倍、39 倍, 而对氯菊酯和茚虫威没有交互抗性 (Yu and McCord, 2007)。Morillo 和 Notz (2001) 对采自委内瑞拉的草地贪夜蛾田间种群进行了抗性检测, 发现 VT 和 AT 种群对高效氯氟氰菊酯的抗性为 62 倍、66 倍, 对灭多威的抗性为 11 倍、4 倍。Gutiérrez-Moreno 等 (2019) 测定了墨西哥和波多黎各的草地贪夜蛾田间种群对不同作用机制杀虫剂的抗性水平, 发现墨西哥 Sonora 种群对毒死蜱抗性为 20 倍、Oaxaca 种群对氯菊酯抗性为 19 倍、Sinaloa 种群对氟虫双酰胺抗性为 10 倍; 相比之下, 波多黎各田间种群的抗状况更严峻, 其对氟虫双酰胺、氯虫苯甲酰胺、灭多威、硫双威产生了 124-500 倍的高水平抗性, 对氯菊酯、毒死蜱、氯氟菊酯、杀铃脲和乙基多杀菌素产生了 14-48 倍的中等水平抗性, 而对甲维盐、多杀菌素和阿维菌素表现出低水平抗性 ( $< 10$  倍)。

通过室内筛选抗性材料研究抗性发生和发展规律, 是进行抗性风险评估和抗性治理的重要基础性工作。Morillo 和 Notz (2001) 对采自委内瑞拉的田间种群分别用高效氯氟氰菊酯和灭多威连续筛选 9 代, 相应的抗性水平分别从 19.4 倍和 3.1 倍上升至 41.9 倍和 22.1 倍。Diez-Rodriguez 和 Omoto (2001) 对采自巴西的田间种群进行药剂汰选, 获得了对高效氯氟氰菊酯抗性为 13 倍的室内品系。有报道显示虱螨脲已对巴西 Montevideu 地区玉米田的草地贪夜蛾丧失防效, Nascimento 等 (2016) 采集该地区试虫进行  $F_2$  筛选, 对  $F_2$  筛选为阳性的家系进一步进行室内选育后获得对虱螨脲具有 915 倍抗性的品系。Okuma 等 (2018) 通过  $F_2$  筛选获得对多杀菌素 890 倍抗性的草地贪夜蛾品系。Boaventura 等 (2019) 利用氯虫苯甲酰胺对巴西采集的试虫进行连续筛选, 获得了对氯虫苯甲酰胺抗性为

225 倍的品系,同时该品系对氟虫双酰胺的交互抗性高达 5 400 倍。

由此可见,草地贪夜蛾不论在田间用药选择压力下,还是在室内人工筛选压力下均表现出极强的抗性进化能力;其产生抗性的杀虫剂类型也是多样化的,既包括传统药剂也包括新型药剂,不仅有神经毒剂还有昆虫生长调节剂和 Bt 毒素/转 Bt 作物。在我国,当前主要以使用杀虫剂为主对草地贪夜蛾进行应急防控,如果不注意药剂的科学、合理使用,草地贪夜蛾抗药性的暴发将不可避免。

### 3 抗药性机理

昆虫抗药性机理主要包括解毒代谢增强和杀虫剂作用靶标敏感性下降两方面。关于草地贪夜蛾抗性机理研究的几个案例中,抗性机理均以靶标抗性为主。草地贪夜蛾靶标抗性的研究进展集中在乙酰胆碱酯酶 (Acetylcholinesterase, AChE)、钠离子通道 (Sodium channel, SC) 和鱼尼丁受体 (Ryanodine receptor, RyR)。

Yu 等 (2003) 对来自佛罗里达 Citra 的甲萘威和甲基对硫磷抗性种群进行了生化机理研究,结果表明解毒作用增强和乙酰胆碱酯酶敏感性下降均与抗性有关。随后,对该抗性种群以及敏感种群的乙酰胆碱酯酶进行纯化、酶动力学分析,发现抗性种群  $K_m$  和  $V_{max}$  值均高于敏感品系,且对氨基甲酸酯类和有机磷类抑制剂的敏感性下降了 17-345 倍,从而明确了乙酰胆碱酯酶不敏感性在抗性中的重要作用 (Yu, 2006)。

Carvalho 等 (2013) 研究了巴西室内选育的草地贪夜蛾毒死蜱抗性品系 (OP, 抗性为 18.1 倍) 和高效氯氟氰菊酯抗性品系 (PYR, 抗性为 28.2 倍) 的抗性机理。通过对 OP 品系试虫乙酰胆碱酯酶 *ace1* 基因测序,发现与抗性相关的 A201S、G227A 和 F290V 突变;对 PYR 品系钠离子通道 SC 基因筛查,发现与抗性相关的 T929I、L932F 和 L1014F 突变;上述两个靶基因的相关突变位点均已在其他昆虫中发现并证实与有机磷类或拟除虫菊酯类药剂抗性相关。之后, Herrera- Mayorga 等 (2018) 对采集自墨西

哥 8 个田间种群的 *ace1* 基因进行了突变筛查,发现与抗性相关的 A201S 和 F290V 突变,但未检测到 G227A 突变。此外,还在该基因上发现 3 个新的氨基酸替换位点,这些新的突变位点是否与抗性有关尚需证实。

Boaventura 等 (2019) 对室内选育获得的双酰胺药剂抗性品系 (氯虫苯甲酰胺抗性为 225 倍、氟虫双酰胺抗性超过 5 400 倍) 进行了研究,发现解毒酶抑制剂不能显著增强药剂毒力,说明代谢作用对高水平抗性贡献微弱;通过对抗性试虫鱼尼丁受体 RyR 基因的序列检测,发现与双酰胺类药剂抗性相关的 I4734M 突变,并建立了基于焦磷酸测序分型的抗性基因检测技术。

草地贪夜蛾幼虫寄主范围广,对植物次生物质具有较强的解毒代谢能力。基因组测序表明,草地贪夜蛾拥有数量众多的解毒代谢基因 (Gouin *et al.*, 2017), 因此,草地贪夜蛾对杀虫剂的解毒代谢潜力也是巨大的。在今后的抗性机理研究中,应当关注解毒代谢增强在草地贪夜蛾抗药性中的作用。

## 4 关于我国草地贪夜蛾抗药性治理对策的建议

### 4.1 加强抗药性监测

抗药性监测工作是抗性治理的开始,是精准选药的关键,也是评价抗性治理成效的依据。生物测定是抗药性监测的基本方法,该方法对试虫、药剂、环境条件和结果评判等均有严格的技术要求,各监测点需要采用标准化方法,采用统一提供的杀虫剂样品,以保证抗性测定结果的准确性和可比性。根据国内和国外害虫抗药性监测工作中的经验和教训,建议在全国建立区域性抗药性监测中心对草地贪夜蛾等重大害虫的抗药性进行集中监测。

目前研究表明,草地贪夜蛾乙酰胆碱酯酶、钠离子通道和鱼尼丁受体基因突变与杀虫剂抗性具有相关性。因此,采用新一代测序技术对来自田间的草地贪夜蛾 DNA 样品进行高通量测序检测 (如扩增子检测、基因组重测序等),可以

快速获得抗药性基因种类及频率等信息。

通过生物测定和高通量分子检测等方法的有机结合,可以掌握草地贪夜蛾抗性表型及其携带的抗性基因等信息,为选择最合适用剂用于抗性治理提供科学依据。

#### 4.2 科学进行化学防治

化学防治的关键是精准选药、适时用药、高效施药及轮换用药。精准选药就是要选择抗药性水平低、防效高的杀虫剂品种,入侵我国的草地贪夜蛾携带了有机磷、氨基甲酸酯类杀虫剂的抗性基因(本实验室未发表资料),宜选用农业农村部推荐的双酰胺类、阿维菌素类和茚虫威等新型杀虫剂(中华人民共和国农业农村部,2019b);适时用药就是在草地贪夜蛾幼虫对杀虫剂最敏感的龄期用药,1-2龄幼虫对杀虫剂比较敏感,幼虫在3龄后进入暴食期,故应抓住在3龄前施药的关键窗口期;高效施药就是要选择合适的施药器械,实现对靶施药,减少药剂流失,提高药剂利用率;轮换用药就是将不同作用机制、不同抗性机制的多类杀虫剂在时间和空间上实现交替轮换使用以延缓抗药性发展,避免重复使用单一类型杀虫剂品种。

#### 4.3 Bt 玉米商业化种植

Bt 蛋白 Cry1Ab、Cry1F、Cry2Ab 和 Vip3A 对草地贪夜蛾有较强的致死作用,在美国、巴西和阿根廷等美洲国家已广泛种植 Bt 玉米防控该害虫。由于表达单一 Bt 蛋白 Cry1F 玉米品种的长期种植,草地贪夜蛾 Cry1F 抗性问题的比较严重,这些国家正在推广种植表达多个 Bt 蛋白的基因聚合 Bt 玉米(Pyramided Bt corn)以延缓抗性发展。已有研究表明,国产 Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa)和 Bt-Cry1Ab 玉米对草地贪夜蛾均有很好的防控效果,具有商业化前景(张丹丹和吴孔明,2019)。我国自主研发的 Bt 玉米品种在技术上已经成熟,种植 Bt 玉米防控草地贪夜蛾是可行的,也是必要的。但是,在 Bt 玉米商业化种植之前需要依据我国的实际情况制订预防性抗性治理策略,并在 Bt 玉米开始商业化种植时同

步实施,同时要加强针对靶标害虫 Bt 抗性的系统监测,以实现 Bt 玉米的长期、安全种植和草地贪夜蛾等靶标害虫的可持续控制。

#### 4.4 充分利用各项综合防治措施

草地贪夜蛾与其他害虫一样,理论上可以对任何防治措施产生抗性,草地贪夜蛾长期可持续控制的根本出路在于综合防治。要大力开发与推广农业防治、物理防治、生物防治及遗传防治等技术,尽量压低田间种群数量,以减少对化学防治的依赖。化学防治应当成为杀手锏措施,在草地贪夜蛾尚未暴发或大规模迁移之前进行精准用药,确保能够迅速、有效地将其种群数量控制在经济阈值以下。

#### 参考文献 (References)

- APRD, 2019. Arthropod pesticide resistance database. <http://www.pesticide-resistance.org/>, accessed on 1<sup>st</sup>, July 2019.
- Boaventura D, Bolzan A, Padovez FEO, Okum DM, Omoto C, Nauen R, 2019. Detection of a ryanodine receptor target-site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Pest Management Science*, <http://doi.org/10.1002/ps.5505>.
- Burtet LM, Bernardi O, Melo AA, Pes MP, Strahl TT, Guedes JVC, 2017. Managing fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), with Bt maize and insecticides in southern Brazil. *Pest Management Science*, 73(12): 2569–2577.
- Carvalho RA, Omoto C, Field LM, Williamson MS, Bass C, 2013. Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *PLoS ONE*, 8(4): e62268.
- Diez-Rodriguez G, Omoto C, 2001. Herança da resistência de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) a lambda-cialotrina. *Neotropical Entomology*, 30(2): 311–316.
- Finney DJ, 1971. Probit Analysis. Cambridge: Cambridge University Press. 1–333.
- Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, Togola A, Tamò M, 2016. First report of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa. *PLoS ONE*, 11(10): e0165632.
- Gouin A, Bretaudeau A, Nam K, Gimenez S, Aury JM, Duvic B, Hilliou F, Durand N, Montagne N, Darboux I, Kuwar S, Chertemps T, Siaussat D, Bretschneider A, Mone Y, Ahn SJ, Hanniger S, Grenet ASG, Neunemann D, Maumus F, Luyten I, Labadie K, Xu W, Koutroumpa F, Escoubas JM, Llopis A,

- Maibeche-Coisne M, Salas F, Tomar A, Anderson AR, Khan SA, Dumas P, Orsucci M, Guy J, Belser C, Alberti A, Noel B, Couloux A, Mercier J, Nidelet S, Dubois E, Liu NY, Boulogne I, Mirabeau O, Le Goff G, Gordon K, Oakeshott J, Consoli FL, Volkoff AN, Fescemyer HW, Marden JH, Luthe DS, Herrero S, Heckel DG, Wincker P, Kergoat GJ, Amselem J, Quesneville H, Groot AT, Jacquin-Joly E, Negre N, Lemaitre C, Legeai F, d'Alencon E, Fournier P, 2017. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host-plant ranges. *Scientific Reports*, 7: 11816.
- Gutiérrez-Moreno R, Mota-Sanchez D, Blanco CA, Whalon ME, Terán-Santofimio H, Rodríguez-Macie JC, DiFonzo C, 2019. Field-evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico. *Journal of Economic Entomology*, 112(2): 792–802.
- Herrera-Mayorga EV, Bello-Ruiz DG, 2018. Identification of SNP's in the *ace-1* gene of *Spodoptera frugiperda* associated with resistance to organophosphorus insecticide. *Southwestern Entomologist*, 43(4): 855–865.
- IRAC (Insecticide Resistance Action Committee), 2011. Susceptibility test methods series, Method No.020. <http://www.irac-online.org/>
- Jiang YY, Liu J, Zhu XM, 2019. Occurrence and trend of *Spodoptera frugiperda* invasion in China. *Chinese Plant Protection Guide Journal*, 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. 中国植保导刊, 39(2): 33–35.]
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, 2019a. Press conference. 2019.6.26. [中华人民共和国农业农村部. 2019a. 新闻发布会. 2019.6.26.]
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, 2019b. Fall armyworm management strategy of China. 2019.6.21 [中华人民共和国农业农村部, 2019b. 全国草地贪夜蛾防控方案. 2019.6.21]
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gomez 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): 286–300.
- Morillo F, Notz A, 2001. Resistance of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) to lambda-cyhalothrin and methomyl. *Entomotropica*, 16(2): 79–87.
- Nascimento ARB, Farias JR, Bernardi D, Horikoshi RJ, Omoto C, 2016. Genetic basis of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to the chitin synthesis inhibitor lufenuron. *Pest Management Science*, 72(4): 810–815.
- National Agricultural Technology extension Service Center, 2019. *Spodoptera frugiperda* invades 13 provinces to harm spring corn. Plant Diseases and Pests Information, 2019-5-14. [全国农业技术推广服务中心, 2019. 草地贪夜蛾侵入 13 省份为害春玉米. 植物病虫害情报. 2019-5-14.]
- Okuma DM, Bernardi D, Horikoshi RJ, Bernardi O, Silva AP, Omoto C, 2018. Inheritance and fitness costs of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to spinosad in Brazil. *Pest Management Science*, 74(6): 1441–1448.
- Pashley DP, Johnson SJ, Sparks AN, 1995. Genetic population-structure of migratory moths-the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 78(6): 756–762.
- Rios-Diez JD, Saldamando-Benjumea CI, 2011. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains from central Columbia to two insecticides, methomyl and lambda-cyhalothrin: a study of the genetic basis of resistance. *Journal of Economic Entomology*, 104(5): 1698–1705.
- 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.
- Storer NP, Babcock JM, Schlenz M, Meade T, Thompson GD, Bing JW, Huckaba RM, 2010. Discovery and characterization of field resistance to Bt maize: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico. *Journal of Economic Entomology*, 103(4): 1031–1038.
- Young JR, McMillian WW, 1979. Differential feeding by two strains of fall armyworm larvae on carbaryl treated surfaces. *Journal of Economic Entomology*, 72(2): 202–203.
- Yu SJ, 1991. Insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 39(1): 84–91.
- Yu SJ, 1992. Detection and biochemical characterization of insecticide resistance in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 85(3): 675–682.
- Yu SJ, McCord E, 2007. Lack of cross-resistance to indoxacarb in insecticide-resistant *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Pest Management Science*, 63(1): 63–67.
- Yu SJ, Nguyen SN, Abo-Elghar GE, 2003. Biochemical characteristics of insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 77: 1–11.
- Yu SJ, 2006. Insensitivity of acetylcholinesterase in a field strain of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *Pesticide Biochemistry Physiology*, 84(2): 135–142.
- Zhang DD, Wu KM, 2019. The bioassay of Chinese domestic Bt-Cry1Ab and Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa) maize against the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, <http://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, <http://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019251>.]