草地贪夜蛾的生物型和种群遗传多样性研究进展*

刘明秀** 杨 韵 李向永 尹艳琼
陈福寿 张红梅 王 燕 刘 莹***
（云南省农业科学院农业环境资源研究所，云南省农业跨境有害生物绿色防控重点实验室，昆明 650205）

摘 要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是一种全球性重大农业入侵害虫，自 2018 年入侵中国以来，已迅速扩散至全国主要粮食产区，严重威胁粮食安全。本文系统综述了草地贪夜蛾生物型分化与种群遗传多样性研究进展。草地贪夜蛾害虫主要分为玉米型和水稻型两种生物型，其中入侵中国种群以玉米型为主，但存在广泛杂交现象，导致传统分子标记（如 *CO Ⅰ* 和 *Tpi*）鉴定结果不一致，亟需开发高精度分子标记技术。种群遗传分析显示，中国境内草地贪夜蛾遗传多样性较低，但随种群扩散和杂交事件增加呈上升趋势。我国入侵种群主要经由缅甸、越南等东南亚国家迁入，形成“南进北扩”的扩散格局。在适应性进化方面，草地贪夜蛾通过基因家族扩张（如细胞色素 P450 酶基因、谷胱甘肽 *S*-转移酶基因等）增强了解毒代谢能力和环境适应性，对抗药性形成和寄主转移具有重要影响。本文进一步讨论了以上研究成果在草地贪夜蛾综合治理中的应用前景，指出未来研究应整合多组学技术与高精度分子标记，深入解析其环境适应与抗性机制，并加强国际合作平台和数据共享，推动建立全球范围的监测与治理协作平台，为实现草地贪夜蛾的可持续治理提供科学依据。

关键词 草地贪夜蛾；生物型；遗传多样性；入侵生物学；综合治理

Advances in research on the biotypes and population genetic diversity of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*

LIU Ming-Xiu** YANG Yun LI Xiang-Yong YIN Yan-Qiong
CHEN Fu-Shou ZHANG Hong-Mei WANG Yan LIU Ying***
(Key Laboratory of Green Prevention and Control of Agricultural Transboundary Pests of Yunnan Province, Institute of Agricultural Resources and Environment, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China)

Abstract The fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, is a globally significant invasive pest that has spread rapidly across China’s major grain-producing regions since it was first detected in 2018, and that now poses a severe threat to national food security. This review systematically summarizes recent advances in research on the biotypes and population genetic diversity of the *S. frugiperda*, and discusses the implications of this research for the integrated pest management (IPM) of this species. Previous research indicates that the *S. frugiperda* in China is primarily comprised of corn and rice strains. Invasive populations are predominately the corn strain, but there is widespread hybridization between the two strains. This hybridization leads to inconsistent identification using conventional molecular markers (e.g., *CO Ⅰ* and *Tpi*), highlighting the need for alternative, more definitive, molecular techniques. Genetic analyses reveal that there was low initial genetic diversity in Chinese *S. frugiperda* populations, but that this increased over time due to migration and hybridization. Invasive populations mainly

*资助项目 Supported projects：云南省农业联合专项（202301BD070001-045）；国家自然科学基金（32202366）；云南省基础研究专项（202201AS070067）；云南省“兴滇人才”计划项目
**第一作者 First author，E-mail：lmx0044@126.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：liuying@yaas.org.cn
收稿日期 Received：2025-08-19；接受日期 Accepted：2025-09-12

originate from Southeast Asia (e.g., Myanmar and Vietnam), and follow an “advance southward and expand northward” expansion pattern. Adaptive evolution, including the expansion of gene families such as CYP450 and GST, has enhanced the environmental adaptability of the species, including its ability to detoxify pesticides, contributing to the development of insecticide resistance and host shift potential. Future research should integrate multi-omic technology and high-resolution markers to elucidate the mechanisms underlying these kinds of adaptation and resistance, and establish an international genomic platform to support sustainable management strategies against the *S. frugiperda*.

Key words *Spodoptera frugiperda*; biotype; genetic diversity; invasion biology; integrated pest management

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 隶属于昆虫纲 Insecta 鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae 灰翅夜蛾属 *Spodoptera*。该虫分布广泛、寄主种类繁多、繁殖力强且扩散速度快，对全球农业造成严重威胁。草地贪夜蛾原产于美洲大陆，2016 年大规模入侵非洲（Goergen *et al.*，2016），2018 年扩散至印度（Deshmukh *et al.*，2018），并于同年底扩散至缅甸，于 2018 年 12 月 11 日始迁入我国云南，12 月中旬形成首次迁入高峰（Sun *et al.*，2021）。随后在我国境内迅速扩散，截至 2019 年 10 月，其入侵范围已覆盖我国 26 个省（直辖市、自治区）（姜玉英等，2019）。基于 MaxEnt 模型的适生性分析表明，我国高达 52.97%的国土面积为草地贪夜蛾的潜在适生区，其对华南、华中、华东和西南等粮食主产区的风险较高，严重威胁国家粮食安全（林伟等，2019）。

遗传多样性指种内不同种群或种群内个体间遗传变异的总和（Randall Hughes *et al.*，2008）。种群遗传结构的分化驱动昆虫在寄主适应性、扩散能力及抗药性等表型特征上的生态型分化（任爱等，2013）。草地贪夜蛾存在玉米型（Corn strain）和水稻型（Rice strain）两种遗传分化的生物型。玉米型偏好取食玉米、棉花和高粱等作物，而水稻型则主要危害水稻及多种牧草（Nagoshi and Meagher，2008）。研究推测，这两种生物型的分化约始于 200 万年前（Kergoat *et al.*，2012），可能是该虫为扩大寄主范围而适应性进化的结果（Pashley，1988）。这种生物型的分化增加了田间种群监测的复杂性和综合治理的难度。深入解析入侵种群的遗传多样性，对于揭示其进化历史，阐明其快速适应环境与种群扩张的遗传基础，以及评估其未来进化潜力至关重要（Gloss *et al.*，2016）。

长期的生态适应过程中，草地贪夜蛾受寄主差异、地理隔离及不同选择压力的影响，已表现出显著的表型可塑性和遗传异质性，其玉米型和水稻型的分化即为典型例证。深入分析入侵我国草地贪夜蛾种群的生物型组成与遗传多样性特征，不仅有助于追溯其扩散路径，更能为科学制定防治策略提供关键依据。本文全面回顾国内外草地贪夜蛾生物型组成、遗传多样性特征、入侵过程中的适应性进化以及基于遗传信息的综合治理策略等方面的研究进展，旨在为该重大入侵害虫的可持续防控提供理论依据。

1 草地贪夜蛾的生物型

形态学上难以区分草地贪夜蛾的玉米型和水稻型（Nagoshi *et al.*，2020），但其遗传结构存在显著差异，可通过分子标记技术实现精准鉴定（Nagoshi，2012）。目前，基于线粒体细胞色素 *C* 氧化酶亚基Ⅰ（Cytochrome coxidase subunit Ⅰ，*CO Ⅰ*）和核基因磷酸甘油醛异构酶（Triosephosphate isomerase，*Tpi*）的序列分析已成为区分草地贪夜蛾生物型的主要技术手段（Hajibabaei *et al.*，2006；Nagoshi *et al.*，2012）。

基于 *CO Ⅰ* 和 *Tpi* 的分析显示，在美洲、非洲、澳大利亚及东南亚的草地贪夜蛾种群中，杂合型已成为优势生物型（Nagoshi *et al.*，2015，2018；Nguyen *et al.*，2021）。自 2018 年草地贪夜蛾入侵我国以来，针对其生物型组成的研究广泛开展。张磊等（2019a）利用 *Tpi* 基因鉴定了 2019 年 1 月入侵我国云南的草地贪夜蛾生物型，发现其均为玉米型。全基因组和重测序结果也得出入侵我国的草地贪夜蛾主要为玉米型的结论（Zhang *et al.*，2020）。然而，后续 *CO Ⅰ* 和 *Tpi*

分析显示，入侵我国的草地贪夜蛾种群存在显著的生物型分化现象，且 *CO Ⅰ*与 *Tpi* 的分型结果呈现系统性差异。张磊等（2019b）对 13 省的草地贪夜蛾进行分析，*CO Ⅰ*基因分析结果显示 96%为水稻型，而 4%为玉米型，而 *Tpi* 基因分析显示所有样品的单倍型均为玉米型，推测入侵我国的草地贪夜蛾种群极有可能为水稻型母本和玉米型父本杂交群体的后代。后续全国性监测结果也显示，基于 *CO Ⅰ*基因分析的草地贪夜蛾普遍为水稻型，而 *Tpi* 基因分析中玉米型占绝对优势（陈冬平等，2020；赵金凤等，2020；黄兰兰等，2022）。然而，在基于 *CO Ⅰ*基因的鉴定分析中，安徽、北京、福建、广东、广西、贵州、海南、湖南、江苏、江西、山东、山西、陕西、四川、天津、云南、浙江的草地贪夜蛾种群中发现少量的 *CO Ⅰ*玉米型（徐丽娜等，2019；王鹏等，2020；王亚如等，2020；张子腾等，2021；李大琪等，2022；温思为，2022；翟颖妍等，2022；Wang *et al.*，2023；康奎等，2024；王秀婷等，2024；马光昌等，2025）。其次，基于 *CO Ⅰ*基因对江西草地贪夜蛾生物型的鉴定中发现，37.5%为水稻型，62.5%为玉米型，种群中玉米型占比较高（李慧敏等，2023）。此外，在安徽、重庆、贵州、河南、陕西、四川和云南的草地贪夜蛾种群中，发现少数 *Tpi* 水稻型个体（唐运林等，2019；温思为，2022；翟颖妍等，2022；Wang *et al.*，2023）。

草地贪夜蛾普遍存在的分型差异可能是由于 2 种生物型的草地贪夜蛾在扩散过程中发生了杂交，且杂交个体逐渐成为入侵源。然而，结合我国田间样品调查数据来看，*Tpi* 基因鉴定结果比 *CO Ⅰ*基因更符合实际情况，判定我国草地贪夜蛾种群应主要为玉米型。因此，仅依赖 *CO Ⅰ*与 *Tpi* 基因进行草地贪夜蛾生物型的鉴定可能导致误判，迫切需要开发多种高精度的分子标记手段，以实现草地贪夜蛾生物型的快速、精准鉴定。此外，重点关注杂合型的生态适应性及其对寄主选择、抗药性进化和种群扩张的潜在影响，对于精准预测其危害趋势和制定区域化治理策略至关重要。

2　草地贪夜蛾的遗传多样性

在昆虫种群遗传研究中，常用的线粒体（Mitochondrial DNA，mtDNA）基因包括 *CO Ⅰ*、*CO Ⅱ*、*CYTB*、*ND1*、*ND2*、*ND5*、*12S rRNA* 和 *16S rRNA* 等，其中 *CO Ⅰ*基因因其高度的种间变异性和种内保守性而被广泛应用（Wan *et al.*，2012）。DNA 分子标记技术（DNA marker）是解析生物遗传特性的有效工具，主要包括限制性片段长度多态性标记（Restriction fragment length polymorphism，RFLP）、随机扩增片段多态性标记（Random amplified polymorphic DNA，RAPD）、扩增片段长度多态性标记（Amplified fragment length polymorphism，AFLP）、微卫星标记（Simple sequence repeat，SSR）和单核苷酸多态性标记（Single nucleotide polymorphism，SNP）等（Behura，2006）。其中，SSR 标记以其多态性高、操作便捷、成本较低等特点，已成为昆虫遗传多样性研究的重要方法之一（Arias *et al.*，2011；Pavinato *et al.*，2013）。

2.1　国外草地贪夜蛾的遗传多样性

美洲原产地草地贪夜蛾的种群遗传多样性研究，为解析其入侵我国后的种群动态规律提供了重要参考。Monnerat 等（2006）利用 RAPD 分析了哥伦比亚、墨西哥和巴西的草地贪夜蛾种群，发现 3 个地理种群存在遗传分化，且对苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis* (Bt) 菌株 *Cry1B*、*Cry1C* 和 *Cry1D* 的敏感性存在差异。Nagoshi 等（2010）对波多黎各岛屿草地贪夜蛾种群的遗传多样性分析显示，其与佛罗里达的种群遗传相似性较高，但与德克萨斯及南美洲种群差异显著。此后，Nagoshi 等（2015）基于 *CO Ⅰ*基因的单倍型频率分析，发现草地贪夜蛾玉米型存在显著的谱系地理分化，主要包括佛罗里达型（FL）和德克萨斯型（TX）。其中，FL 型广泛分布于佛罗里达、加勒比海地区和美国东海岸，而 TX 型主要集中于南美、墨西哥和美国大部分地区。Arias 等（2019）采用 9 个 SSR 标记对北

美的草地贪夜蛾种群进行遗传分析，进一步证实了北美和南美种群间存在有限的基因交流。上述研究共同表明，在广阔地理范围内，草地贪夜蛾种群间基因交流受限，其种群遗传多态性为其扩散机制提供线索。此外，结合不同地域的气候特征与种群遗传多样性差异，也可解析其入侵路径。例如，Nagoshi 等（2019b）基于 *CO Ⅰ* 和 *Tpi* 基因分析发现，厄瓜多尔草地贪夜蛾种群与南美北部地区（东至特立尼达和多巴哥、西南至秘鲁、南至玻利维亚）种群遗传多样性高度一致，这种一致性主要由该虫从厄瓜多尔向秘鲁和玻利维亚的局域性迁移扩散所驱动，其扩散模式与该地域区域季节性风场特征相吻合。

作为草地贪夜蛾的早期入侵地（非洲）和向我国传播的重要“中转站”（印度），对两地草地贪夜蛾种群的遗传多样性研究对于阐明其全球入侵机制及我国入侵种群溯源至关重要。Nagoshi 等（2018）基于 *CO Ⅰ* 分析发现，布隆迪、刚果、肯尼亚、圣多美、坦桑尼亚和多哥等非洲多国草地贪夜蛾种群的单倍型与美国佛罗里达种群高度相似，据此推测佛罗里达州可能是部分非洲国家种群的来源地。Otim 等（2018）利用线粒体多基因（*CO Ⅰ*、*CYTB*、*CO Ⅲ*）联合分析乌干达草地贪夜蛾种群，证实玉米型和水稻型在该地区共存，并检测到至少 3 个母系谱系，其遗传多样性显著高于早期报道，表明草地贪夜蛾入侵后在非洲内部发生了扩散和遗传分化。关于印度草地贪夜蛾的入侵源，Nagoshi 等（2019a）的种群遗传结构分析表明，印度草地贪夜蛾种群与南非和东非种群具有高度同源性，推测它们来源于同一祖先种群。Samanta 等（2023）通过对印度东部 8 个邦草地贪夜蛾的 *CO Ⅰ* 分析，进一步支持印度种群和非洲种群可能具有相似的入侵来源。此后，Kavyashree 等（2024）对印度 10 个地理种群草地贪夜蛾的种群遗传多样性分析中发现，基于 *CO Ⅰ* 和 *Tpi* 计算的种群间遗传距离范围分别为 0.40%-3.30% 和 0.43%-3.03%，明确印度内部不同地理种群间存在较强的遗传同质性，揭示入侵后种群间基因交流广泛且频繁。

2.2 我国草地贪夜蛾的遗传多样性

2.2.1 遗传多样性水平和种群结构 针对入侵我国的草地贪夜蛾种群，多项研究揭示了其遗传多样性特征，发现入侵初期国内种群总体的遗传多样性水平较低。李向永等（2020）基于 *CO Ⅰ* 基因对入侵初期草地贪夜蛾种群的分析表明，云南种群遗传多样性低于其邻近的缅甸和柬埔寨种群。缅甸 4 个草地贪夜蛾种群的单倍型多样性指数（0.273-0.396）和平均核苷酸差异数（4.643-6.727），以及柬埔寨 CP 种群的单倍型多样性指数（0.344）和平均核苷酸差异数（5.851）均明显高于云南种群（0.047-0.214 和 0.791-3.636），推测云南作为初始入侵地，种群来源相对单一，但境外虫源的持续输入会影响国内种群的遗传结构。王佳丽等（2020）基于 9 个 SSR 标记的研究显示，广东、广西和湖南三省草地贪夜蛾种群的 40 个等位基因，每位点平均等位基因数目为 4.40，低于 Arias 等（2019）报道的每位点的平均等位基因数目（6.39），暗示三省的遗传多样性显著低于巴西等美洲种群，且三省之间不存在显著的遗传分化。然而，在入侵过程中，种群的遗传多样性往往随着基因交流的频繁发生而呈现出不断提升的趋势。Wang 等（2023）通过对 2019-2021 年全国 16 个种群的连续监测发现，尽管入侵初期遗传多样性较低，但随着种群扩散和世代增加，不同生物型间的杂交促进了遗传多样性的提升。江昀远（2021）分析了云南、广西、江苏、安徽、河南和广东 6 个主要暴发省份草地贪夜蛾种群的遗传多样性，结果发现 8 个 SSR 标记下 16 个地理种群的有效等位基因平均数已上升为 6.84 个。

2.2.2 迁移扩散 基于分子标记与基因测序分析，入侵我国的草地贪夜蛾种群表现出多源性特征。江昀远（2021）通过 *CO Ⅰ* 片段分析发现，入侵我国的草地贪夜蛾来源包括北美地区（美国）和南美地区（乌拉圭）。Acharya 等（2021）依据 *CO Ⅰ* 和 *Tpi* 基因分析指出，非洲与亚洲种群遗传结构较近。随后，Gui 等（2022）基于基因组和重测序数据提出，中国草地贪夜蛾种群和非洲种群遗传关系较近，支持非洲来源假说。Sun

等（2021）准确定位了入侵云南的草地贪夜蛾种群源自缅甸东部和北部。Zhou 等（2021）发现越南及周边地区是海南草地贪夜蛾的重要虫源区。除东南亚外，印度东北部、尼泊尔等地的草地贪夜蛾种群也可借季风进入西藏，而菲律宾种群则在夏季通过台风或热带气旋跨海迁入我国福建和台湾等地。

在迁飞路径方面，全国监测数据显示草地贪夜蛾在我国呈现出“南进北扩”的扩散趋势（姜玉英等，2019）。Li 等（2020）和陈辉等（2020）明确草地贪夜蛾在我国的两条主流迁飞路线：西线源于缅甸及云南，经四川、贵州进入陕西、甘肃和山西等地区；东线则起源于泰国、老挝、越南及我国华南周年繁殖区，逐步北迁进入长江流域、黄淮、华北乃至东北地区。吴秋琳等（2022）完善了我国草地贪夜蛾经由（缅甸-）云南-四川和重庆-陕西和甘肃-宁夏（-内蒙古）的西线迁飞路线。张大为等（2024）基于 *CO I* 基因分子标记进一步细化了草地贪夜蛾的西迁路线，确认了云南为初始入侵地，陕南的汉水河谷地区为北迁通道，甘肃陇南为其向中国西北扩散的重要“中转站”。草地贪夜蛾在我国的东线迁飞过程呈现明显的季节性推进：2-4 月分布于华南，4-5 月迁入长江以南，6 月迁入江淮与黄淮地区，8 月继续北迁至 35°N 以北地区（Zhang *et al.*，2023b）。

在省级尺度上，西南地区四川虫源以云南为主，其次为缅甸和贵州（邓晓悦等，2020；张雪艳等，2020）；在华南地区，广东草地贪夜蛾的主要虫源地分布在越南及老挝北部（齐国君等，2019）；在华东地区，浙江草地贪夜蛾种群的主要虫源地分布在广西东部（罗举等，2020）；山东的虫源地则主要分布在河南、安徽和江苏（陈辉等，2021）；在华中地区，河南的虫源地主要来自广西、云南、重庆、贵州、湖南和湖北（孙旭军等，2021）；湖南草地贪夜蛾的迁飞路径整体表现为由西南向东北，虫源地主要分布在贵州和广西，小部分来自广东（谭泗桥等，2024）；在华北地区，北京的虫源地分布于山西、河北、河南等省（林培炯等，2020）。

3　草地贪夜蛾入侵过程中的适应性进化

草地贪夜蛾在全球范围内的快速扩张彰显了其卓越的环境适应能力。在寄主适应性方面，尽管该虫主要寄主为玉米和水稻，但在东南亚和中国等水稻广泛种植区，却未见其大规模危害水稻的报道（张磊等，2019b）。然而，实验室研究表明，入侵种群对水稻表现出取食偏好（Hafeez *et al.*，2021），表明其在入侵过程中具备寄主转移的进化潜力，需持续警惕其对其他作物构成更大威胁的风险。在抗药性方面，入侵种群对有机磷类和拟除虫菊酯类杀虫剂表现出较高抗性，但对氯虫苯甲酰胺类等多种常用化学药剂仍较为敏感（Zhang *et al.*，2020；Guan *et al.*，2021），推测其关键抗性基因可能并非随入侵事件直接引入。此外，尽管当前入侵种群对 Bt 作物总体敏感，但在室内胁迫下能够迅速演化出对 *Vip3Aa* 毒素的高水平抗性（Jin *et al.*，2023；Liu *et al.*，2024），凸显其极强的抗性进化潜能，亟需建立科学的抗性治理策略。因此，研究其适应性进化机制，揭示其基因型、表型和环境之间的关联关系，对管理草地贪夜蛾的入侵和危害具有重要意义。

3.1　杂交在遗传多样性维持中的作用

入侵过程中常伴随遗传瓶颈（Genetic bottlenecks）、建立者效应（Founder effects）和近亲交配（Inbreeding），这些因素往往导致遗传多样性下降，进而削弱入侵物种环境适应能力。然而，在草地贪夜蛾的入侵过程中，不同地理种群及不同生物型之间的杂交有效维持并提升了种群的遗传多样性。尽管草地贪夜蛾玉米型和水稻型在基因组上存在显著分化（Tessnow *et al.*，2025），但二者的杂交率高达 16%（Prowell *et al.*，2004；Nagoshi and Meagher，2022）。全球草地贪夜蛾种群基因组数据分析表明，入侵地种群（如非洲、东南亚和中国）的平均核苷酸多样性（0.003 3-0.003 5）显著高于北美、南美和波多黎各等原生种群（0.001 9-0.002 5），说明杂交在

维持遗传多样性方面起到核心作用（Wang *et al.*，2025）。中国种群作为草地贪夜蛾入侵的典型代表，呈现出水稻型母本和玉米型父本杂交形成的“新型杂交群体”特征（Zhang *et al.*，2019）。全基因组分析结果显示，中国及东南亚种群具有高度一致的遗传结构，明显区别于美洲原生种群，其形成路径很可能是由非洲杂交种群向东扩散而来（Tay *et al.*，2022；Zhang *et al.*，2023a）。

杂交的遗传效应集中体现在特定染色体区域。原生种群中受平衡选择的 70 个与脂质代谢和解毒过程相关的基因，在入侵非洲阶段经历了选择性清除，却在向亚洲入侵过程中通过杂交恢复了多态性（Wang *et al.*，2025）。其中，位于 17 号染色体上的细胞色素 P450（Cytochrome P450，P450）基因在解毒过程中起到关键作用（Zhou *et al.*，2010）。受选择的 70 个基因中，有 25%的多态性位点与 *Tpi* 基因变异显著相关，尤其在入侵种群中关联位点数量（991 个）显著高于原生种群（298 个），表明杂交通过将品系特异性基因与全基因组范围内的适应性基因重新组合，形成了具有入侵优势的新单倍型。这一发现与 Nam 等（2020）关于正选择驱动基因组分化的观点形成互补，表明在入侵的早期阶段，杂交加速了这种分化与适应过程。然而，目前仍缺乏对关键基因功能的验证，尚不明确其在影响入侵能力方面的直接作用，未来需通过基因敲除、过表达等功能实验，并结合生态学分析，深入揭示这些基因在适应性进化中的作用机制。

3.2 环境适应的遗传机制

基因家族扩张通常与功能的增强或分化密切有关，是草地贪夜蛾环境适应性进化过程中的重要机制。基因组分析显示，与解毒代谢、能量供应和环境压力响应过程相关的基因位点在入侵地种群中均受到正向选择，这些适应性变化共同提高了入侵种群在新环境中的生存能力（Wang *et al.*，2025）。相较于斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*，草地贪夜蛾有 4 090 个基因家族发生扩张，这些家族多与脂肪酸合成及代谢途径相关（叶昕海等，2019）。Xiao 等（2020）的研究表明，草地贪夜蛾扩张的基因家族主要富含与营养代谢和运输系统相关基因。Gao 等（2023）通过分析基因家族的扩张与收缩，发现草地贪夜蛾经历了 3 066 次基因家族扩张事件，扩张的基因家族在发育和繁殖、代谢、应激反应和免疫等过程中功能显著。

草地贪夜蛾解毒代谢相关基因的扩张使其能够应对更广泛的外源有毒物质，并加速其降解，这是其在缺乏天敌的入侵环境中迅速扩张的重要原因之一。例如，草地贪夜蛾的 12 516 个基因家族中，细胞色素 P450 和谷胱甘肽 *S*-转移酶（Glutathione *S*-transferase，*GST*）两个基因家族严重扩张（Liu *et al.*，2019）。基因组分析显示，入侵中国的草地贪夜蛾中 *P450*、解旋酶等多个基因家族出现显著扩张，其中 P450 家族多达 425 个基因（约为近缘种斜纹夜蛾的 3 倍），且有 283 个为草地贪夜蛾物种特有基因（Gui *et al.*，2022）。比较基因组学和系统发育分析进一步表明，草地贪夜蛾 *CYP9A* 亚家族经历了剧烈扩张并快速演化（Shi *et al.*，2023）。这些基因家族的扩张驱动了草地贪夜蛾的农药抗性，增强其应对农药胁迫的能力。Wang 等（2024）发现草地贪夜蛾的 UDP-葡萄糖醛酸转移酶 *UGT33* 和 *UGT40* 家族也发生显著扩张，在染色体上呈簇状分布，有助于其处理寄主植物次生代谢物质。此外，Zhu 等（2021）报道了草地贪夜蛾 RR-2 亚家族表皮蛋白基因发生扩张，结合对杀虫剂响应的表达谱分析进一步证明了扩张的表皮蛋白基因可能与其抗药性相关。

能量供应相关基因家族的扩张显著增强了草地贪夜蛾的生理功能，为其远距离迁飞和快速适应新环境提供了关键的代谢基础。Li 等（2024）报道线粒体基因 *ND5550F* 变异，通过调控能量代谢效率，显著增强了水稻型草地贪夜蛾的迁飞能力，使其在入侵初期占据竞争优势。Sun 等（2025b）对 12 个飞行相关性状进行全基因组关联分析，鉴定出 79 个与飞行距离显著相关的功能基因，这些候选基因主要富集于氨基酸代谢、信号转导和环境适应等通路。其中，酪蛋白激酶 I（CK1）作为关键调控因子，可能通过磷酸化

修饰节律蛋白参与调控昼夜节律，进而影响迁飞行为。

作物生育期和营养条件的变化也会调节草地贪夜蛾的能量积累与定居或扩散策略。例如，在玉米成熟期取食的草地贪夜蛾，其幼虫发育速度加快，成虫期延长，有利于远距离飞行（Zhang *et al.*，2024）。除此之外，与家蚕 *Bombyx mori* 相比，草地贪夜蛾气味结合蛋白（OBP）与味觉受体（GR）基因家族明显扩张，有助于其在多样寄主中定位食物（刘莹等，2019）。这些基因与通路层面的适应性进化共同构成了草地贪夜蛾应对环境多变性和化学胁迫的遗传基础，推动其快速扩散与定殖。尽管现有研究为理解草地贪夜蛾强入侵力提供了重要依据，许多基因家族的功能尚未被系统解析，其入侵成功的深层基因组机制仍需进一步探索。

4　生物型分化及遗传多样性研究在草地贪夜蛾防控中的应用

草地贪夜蛾的玉米型和水稻型在寄主适应性（吴正伟等，2019）、生理行为特性（Cui *et al.*，2020；Wan *et al.*，2021）、诱导植物的化学防御策略（Israni *et al.*，2020）以及农药抗性（Ingber *et al.*，2018）等方面存在显著差异，进而影响其种群动态与为害规律。该害虫在全球范围内的成功入侵与其遗传多样性密切相关，深入解析其群体遗传特征，可为迁飞溯源、入侵路径预测、抗性治理及防控策略的制定提供科学依据。因此，将草地贪夜蛾的生物型分化和遗传多样性研究整合至综合防控体系，有助于提升监测预警的精准性、生态调控的有效性以及防治的靶向性。

在虫源追踪与扩散预测方面，群体遗传分析为明确草地贪夜蛾的入侵来源与路径提供了关键证据。Fu 等（2025）基于草地贪夜蛾全基因组数据和轨迹模拟分析揭示，非洲种群很可能源自美国佛罗里达、德克萨斯及波多黎各，并通过商品贸易传入，而印度种群则来源于非洲多个地区的混合群体，随后经自然扩散至中南半岛，并进一步迁入中国云南。在监测预警方面，基于草地贪夜蛾两种生物型迁飞数量上的季节性差异（Nagoshi and Meagher，2004；Nagoshi *et al.*，2007）及其活动和交配时间的非同步性（Schöfl *et al.*，2009；Tessnow *et al.*，2022），可结合生物型快速鉴定与种群遗传结构分析技术（Hajibabaei *et al.*，2006；Nagoshi *et al.*，2012），实现对不同生物型种群发生期、发生量及迁飞路径的精准预测，为区域化防控策略的制定提供依据。

在抗性治理与防控策略优化方面，应充分考虑草地贪夜蛾两种生物型的抗药性分化特性。例如，玉米型对西维因、二嗪农、氯氰菊酯、甲基对硫磷、灭多威、苦油楝 *Carapa guianensi* Aublet. 精油等农药（Adamczyk *et al.*，1997；Álvarez *et al.*，2024）更为敏感，而水稻型对多种 Bt 内毒素 *Cry1Ac*、*Cry1Ab*、*Cry*F（Ríos-Díez and Saldamando-Benjumea，2011；Ingber *et al.*，2018）更敏感。因此，应基于靶标区域的优势生物型科学筛选药剂并制定轮换策略，以提高防控措施的针对性和有效性。草地贪夜蛾能对多种杀虫剂迅速产生抗药性。Wang 等（2023）通过室内生物测定结合分子靶点突变检测技术，系统监测了 2019-2021 年间我国 16 个草地贪夜蛾种群对常用杀虫剂的敏感性，结果表明大部分种群对氯虫苯甲酰胺、甲维盐、乙基多杀菌素和茚虫威仍处于敏感水平（RR < 5），少数种群已出现低水平抗性(5 < RR < 10)。草地贪夜蛾抗药性的形成与其解毒代谢能力增强密切相关，是其应对杀虫剂胁迫的关键机制之一。Wu 等（2024）发现，miR-317-3p 和 miR-283-5p 可通过靶向调控 *GSTs4* 的表达，在草地贪夜蛾对茚虫威抗性中发挥关键作用。Sun 等（2025a）则通过基因组重测序和基因功能验证分析，揭示草地贪夜蛾 *GSTe2* 基因的启动子突变提高了该基因的转录水平及其代谢能力，从而增强草地贪夜蛾种群对甲维盐的抗性。另一方面，Guo 等（2025）的研究发现，*CYP6B50* 基因在草地贪夜蛾的中肠、马氏管、脂肪体和血淋巴等解毒相关组织中高表达，并可被多种杀虫剂诱导上调，该基因的沉默或敲除显著提高了抗性种群对氯虫苯甲酰胺、茚

虫威、四氯虫酰胺、高效氯氟氰菊酯和溴氰菊酯的敏感性，表明 *CYP6B50* 在其抗性形成中具有重要作用，是一个潜在的防控靶标。为从源头上治理抗性，亟需深入挖掘并功能验证参与解毒代谢过程的关键基因，全面解析其分子调控网络，从而为开发新型解毒酶抑制剂和制定可持续抗性治理策略提供理论依据与技术基础。

在农业生态调控方面，可利用草地贪夜蛾两种生物型的寄主偏好性（Nagoshi and Meagher，2008；Meagher *et al.*，2011），通过调整作物布局、清除田边杂草寄主或种植非偏好作物作为生态屏障，阻断其食物资源，减少桥梁寄主数量，从而有效抑制其田间种群基数。在生物防治方面，可筛选对特定生物型毒力更强的病原微生物，以提升防控效率。例如，草地贪夜蛾核型多角体病毒（*S. frugiperda* multiple nuclear polyhedrosis virus，*Sf*MNPV）不同的分离株，对玉米型草地贪夜蛾的毒力存在显著差异（LC_{50} 差异最高达 14.3 倍）；而水稻型幼虫则对不同毒株的敏感性差异范围较窄（LC_{50} 仅差 2.4 倍），且对某些毒株（如 459 和 1197）的敏感性高于玉米型（Popham *et al.*，2021）。此外，两种生物型间存在一定程度的生殖隔离现象（Schöfl *et al.*，2011），这为研发基于干扰交配的防控技术（如利用其不同生物型性信息素组分的特异性差异）提供了潜在途径。

5 未来研究方向与挑战

5.1 技术开发及多组学整合

目前，有关我国草地贪夜蛾遗传多样性的研究，内容上多聚焦于生物型鉴定，技术上仍依赖少数分子标记，无法全面、客观地解析其种群扩散特征，尤其无法阐明重要遗传特征性状在种群扩散过程中的动态变化规律。因此，为深入阐明我国草地贪夜蛾的种群流动规律，需开展更大规模的样本采集，并开发更高精度的分子标记技术。此外，从全基因组水平揭示其入侵暴发规律、潜在的入侵特性及入侵后的进化机制；借助多组学分析等方法，深入解析该害虫入侵我国后的适应性动态特征。

生态环境的变化是驱动昆虫种群分化的关键因素。目前，关于草地贪夜蛾环境适应性的研究，主要集中在生境适应的表型观察。然而，基于种群遗传学和种群基因组学方法，深入挖掘自然选择作用的基因或通路，进而阐明草地贪夜蛾对不同环境产生的适应性行为和生理响应的具体分子机制，以及这些环境因子之间的互作是否也会导致遗传分化，仍有待深入研究。对这些核心问题的深入探索也是未来研究面临的重要挑战。突破这一挑战，不仅能深化我们对新入侵物种草地贪夜蛾演化历史和遗传多样性的认识，也有助于理解草地贪夜蛾种群应对气候变化压力的适应机制，从而为制定合理有效的综合防治策略，延缓其在我国的进一步扩散提供技术支撑。

5.2 种群遗传多样性研究在农业害虫防控领域的应用

草地贪夜蛾遗传多样性的研究，揭示的草地贪夜蛾生物型分化、杂交扩张及其环境适应机制，对实现其精准预警与可持续治理具有明确的实践指导价值。未来防控实践可重点从以下方面深化应用，通过实时分子鉴定与种群遗传结构解析，实现迁飞虫源的精准追溯与发生动态的早期预测，提升区域化防控策略的预见性和监测预警的精准度。结合多组学技术鉴定抗性关键基因并监测其等位基因频率变化，为开发新型解毒酶抑制剂及设计杀虫剂轮换方案提供靶点，延缓抗药性发展。利用不同生物型在寄主选择、交配行为及感药性方面的差异，设计优化诱集作物布局、性信息素干扰交配等生态调控措施，可减少防控中对化学农药的依赖。在推动跨境跨区域的联合治理方面，建立国际合作的草地贪夜蛾基因组数据库与抗性基因资源库，实现数据共享和联合防控，可为应对这一全球性害虫的威胁提供协同治理平台。

6 结语

草地贪夜蛾作为一种全球性入侵害虫，其种群遗传结构和适应性进化研究已取得显著进展。

综合现有研究成果表明，入侵中国的草地贪夜蛾种群主要是一种具有特殊遗传背景的玉米型生物型，其形成可能与历史上的杂交事件有关。尽管入侵初期遗传多样性较低，但通过不同生物型间的杂交和自然选择作用，种群逐渐积累了适应新环境的遗传变异，特别是在解毒代谢和环境响应相关基因方面。未来研究需要进一步整合群体遗传学、基因组学和功能基因组学方法，深入解析草地贪夜蛾快速适应的分子机制，同时加强抗药性监测与治理技术研发。此外，建立国际合作的草地贪夜蛾基因组数据库和抗性基因资源库，实现数据共享和联合防控，对应对这一全球性农业害虫威胁具有重要意义。这些研究成果不仅对草地贪夜蛾的科学防控具有重要指导价值，也为理解其他入侵生物的快速适应机制提供了理论框架和研究范式。

参考文献 (References)

Acharya R, Akintola AA, Malekera MJ, Kamulegeya P, Nyakunga KB, Mutimbu MK, Shrestha YK, Hemayet JSM, Hoat TX, Dao HT, Park JH, Kim I, Nam M, Lee SJ, Kim SM, Hwang HS, Lee KY, 2021. Genetic relationship of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) populations that invaded Africa and Asia. *Insects*, 12(5): 439.

Adamczyk JJ, Holloway JW, Leonard BR, Graves JB, 1997. Susceptibility of fall armyworm collected from different plant hosts to selected insecticides and transgenic Bt cotton. *Journal of Cotton Science*, 1(1): 21–28.

Agrawal N, Venkiteswaran G, Sadaf S, Padmanabhan N, Banerjee S, Hasan GT, 2010. Inositol 1,4,5-trisphosphate receptor and dSTIM function in *Drosophila* insulin-producing neurons regulates systemic intracellular calcium homeostasis and flight. *Journal of Neuroscience*, 30(4): 1301–1313.

Álvarez D, Zuleta D, Saldamando C, Lobo-Echeverri T, 2024. Selective activity of *Carapa guianensis* and *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) against the corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae). *International Journal of Pest Management*, 70(3): 409–422.

Arias O, Cordeiro E, Corrêa AS, Domingues FA, Guidolin AS, Omoto C, 2019. Population genetic structure and demographic history of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae): Implications for insect resistance management programs. *Pest Management Science*, 75(11): 2948–2957.

Arias RS, Blanco CA, Portilla M, Snodgrass GL, 2011. First microsatellites from *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and their potential use for population genetics. *Annals of the Entomological Society of America*, 104(3): 576–587.

Behura SK, 2006. Molecular marker systems in insects: Current trends and future avenues. *Molecular Ecology*, 15(11): 3087–3113.

Chen DP, Chen ZT, Xu HH, Lin F, 2020. Host type identification of *Spodoptera frugiperda* invading in Guangzhou by different molecular markers. *Journal of South China Agricultural University*, 41(1): 17–21. [陈冬平, 陈志廷, 徐汉虹, 林菲, 2020. 应用不同分子标记鉴别入侵广州草地贪夜蛾的寄主型. 华南农业大学学报, 41(1): 17–21.]

Chen H, Huang L, Gesang YZ, Deji ZM, Zhu JS, Hu G, Chen FJ, Zhao JY, Wan GJ, 2021. Analysis of migration and meteorological background field for the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* found in Shandong Province in 2019. *Journal of Environmental Entomology*, 43(4): 867–878. [陈辉, 黄乐, 格桑玉珍, 德吉卓玛, 朱军生, 胡高, 陈法军, 赵婧妤, 万贵钧, 2021. 2019 年山东省草地贪夜蛾迁飞过程及气象背景场分析. 环境昆虫学报, 43(4): 867–878.]

Chen H, Wu MF, Liu J, Chen AD, Jiang YY, Hu G, 2020. Migratory routes and occurrence divisions of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in China. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 747–757. [陈辉, 武明飞, 刘杰, 谌爱东, 姜玉英, 胡高, 2020. 我国草地贪夜蛾迁飞路径及其发生区划. 植物保护学报, 47(4): 747–757.]

Cui Y, Ren YD, Lyu M, Zheng SC, Feng QL, Xiang H, 2020. Genomic divergences between the two polyphagous *Spodoptera* relatives provide cues for successful invasion of the fall armyworm. *Insect Science*, 27(6): 1257–1265.

Deng XY, Zhang XY, Jiang CX, Zhang Y, Li Q, Wang RL, Feng CH, Ma L, Wan XW, Tian H, 2020. Source analysis of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) invaded Western Sichuan Plateau. *Plant Protection*, 46(2): 78–84, 100. [邓晓悦, 张雪艳, 蒋春先, 张悦, 李庆, 王茹琳, 封传红, 马利, 万宣伍, 田卉, 2020. 入侵川西高原的草地贪夜蛾虫源分析. 植物保护, 46(2): 78–84, 100.]

Deshmukh SS, Kalleshwaraswamy CM, Asokan R, Swamy H, Maruthi M, Pavithra H, Kavita H, Navi S, Prabhu S, 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 Management in Horticultural Ecosystems*, 24(1): 23–29.

Fu PF, Li XJ, Sun ZX, Chen YP, Lu ZH, Tian CH, Hu G, Gui FR,

2025. Population genetics and trajectory simulation reveals the invasion process of the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in the eastern hemisphere. *Evolutionary Applications*, 18(2): e70086.

Gao H, Li YX, Tian Y, Zhang H, Kim K, Li B, 2023. Gene family expansion analysis and identification of the histone family in *Spodoptera frugiperda*. *Comparative Biochemistry & Physiology Part D Genomics Proteomics*, 48: 101142.

Gloss AD, Groen SC, Whiteman NK, 2016. A genomic perspective on the generation and maintenance of genetic diversity in herbivorous insects. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 47: 165–187.

Goergen G, Lava Kumar P, 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.

Guan F, Zhang JP, Shen HW, Wang XL, Padovan A, Walsh TK, Tay WT, Gordon KHJ, James W, Czepak C, Otim MH, Kachigamba D, Wu YD, 2021. Whole-genome sequencing to detect mutations associated with resistance to insecticides and Bt proteins in *Spodoptera frugiperda*. *Insect Science*, 28(3): 627–638.

Gui FR, Lan TM, Zhao Y, Guo W, Dong Y, Fang DM, Liu H, Li HM, Wang HL, Hao RS, Cheng XF, Li YH, Yang PC, Sahu SK, Chen YP, Cheng L, He SQ, Liu P, Fan GY, Lu HR, Hu GH, Dong W, Chen B, Jiang Y, Zhang YW, Xu HH, Lin F, Slippers B, Postma A, Jackson M, Abate BA, Tesfaye K, Demie AL, Bayeleygne MD, Degefu DT, Chen F, Kuria PK, Kinyua ZM, Liu TX, Yang HM, Huang FN, Liu X, Sheng J, Kang L, 2022. Genomic and transcriptomic analysis unveils population evolution and development of pesticide resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Protein Cell*, 13(7): 513–531.

Guo ZM, Tang JH, Ling SS, Zheng CF, Bass C, He S, Wan H, Li JH, Ma KS, 2025. Upregulation of a cytochrome P450 gene, *CYP6B50* confers multi-insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Advanced Research*, https://doi.org/10.1016/j.jare.2025.06.083.

Hafeez M, Li XW, Ullah F, Zhang ZJ, Zhang JM, Huang J, Khan MM, Chen LM, Ren XY, Zhou SX, Fernández-Grandon GM, Zalucki MP, Lu YB, 2021. Behavioral and physiological plasticity provides insights into molecular based adaptation mechanism to strain shift in *Spodoptera frugiperda*. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(19): 10284.

Hajibabaei M, Janzen DH, Burns JM, Hallwachs W, Hebert PD, 2006. DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(4): 968–971.

Huang LL, Jiang JX, Wang JY, Zhang H, 2022. Molecular identification of *Spodoptera frugiperda* population in Shanghai. *Acta Agriculturae Shanghai*, 38(5): 59–64. [黄兰兰, 蒋杰贤, 王金彦, 张浩, 2022. 上海地区草地贪夜蛾种群的分子鉴定. 上海农业学报, 38(5): 59–64.]

Ingber DA, Mason CE, Flexner L, 2018. *Cry1* Bt susceptibilities of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Journal of Economic Entomology*, 111(1): 361–368.

Israni B, Wouters FC, Luck K, Seibel E, Ahn SJ, Paetz C, Reinert M, Vogel H, Erb M, Heckel DG, Gershenzon J, Vassão DG, 2020. The fall armyworm *Spodoptera frugiperda* utilizes specific UDP-glycosyltransferases to inactivate maize defensive benzoxazinoids. *Frontiers in Physiology*, 11: 604754.

Jiang YY, 2021. Population genetic analysis and ecological study of *Spodoptera frugiperda* in China. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [江昀远, 2021. 中国草地贪夜蛾种群遗传分析及其生态学研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]

Jiang YY, Liu J, Xie MC, Li YH, Yang JJ, Zhang 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.]

Jin MH, Shan YX, Peng Y, Wang WH, Zhang HH, Liu KY, Heckel DG, Wu KM, Tabashnik BE, Xiao YT, 2023. Downregulation of a transcription factor associated with resistance to Bt toxin *Vip3Aa* in the invasive fall armyworm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(44): e2306932120.

Kang K, Tang YL, Gong J, Xiao ZJ, 2024. Study on molecular identification and adaptation of invasive *Spodoptera frugiperda* in Guiyang, Guizhou Province. *Guangdong Agricultural Sciences*, 51(8): 40–47. [康奎, 唐艳龙, 龚俊, 肖仲久, 2024. 入侵贵州贵阳草地贪夜蛾的分子鉴定及适应性研究. 广东农业科学, 51(8): 40–47.]

Kavyashree BA, Deshmukh SS, Satish KM, Kalleshwaraswamy CM, Sridhara S, Satish D, Acharya R, 2024. Genetic variation in the invaded population of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), in India. *Crops*, 4(4): 491–501.

Kergoat GJ, Prowell DP, Le Ru BP, Mitchell A, Dumas P, Clamens AL, Condamine FL, Silvain JF, 2012. Disentangling dispersal,

vicariance and adaptive radiation patterns: A case study using armyworms in the pest genus *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(3): 855–870.

Li DQ, Ren MF, Wang SC, Jiang XL, Long JM, Zhang DX, Lu JJ, 2022. Molecular identification of *Spodoptera frugiperda* invading Shanxi Province. *China Plant Protection*, 42(10): 5–8, 19. [李大琪, 任美凤, 王升琛, 蒋晓玲, 龙佳敏, 张东霞, 陆俊姣, 2022. 山西省草地贪夜蛾的生物型鉴定. 中国植保导刊, 42(10): 5–8, 19.]

Li HM, Song Q, Luo SM, Xiong CH, Fu JL, Zhou YH, Liang YY, Zou ZH, Zhong QZ, 2023. Molecular identification of invasive *Spodoptera frugiperda* in Ganzhou, Jiangxi Province. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(4): 1099–1107. [李慧敏, 宋倩, 罗素梅, 熊春晖, 扶京龙, 周勇辉, 梁玉勇, 邹志华, 钟秋瓒, 2023. 入侵江西赣州的草地贪夜蛾的分子鉴定. 应用昆虫学报, 60(4): 1099–1107.]

Li HR, Liang XY, Peng Y, Liu ZX, Zhang L, Wang P, Jin MH, Wilson K, Garvin MR, Wu KM, Xiao YT, 2024. Novel mito-nuclear combinations facilitate the global invasion of a major agricultural crop pest. *Advanced Science*, 11(34): e2305353.

Li XJ, Wu MF, Ma J, Gao BY, Wu QL, Chen AD, Liu J, Jiang YY, Zhai BP, Early R, Chapman JW, Hu G, 2020. Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach. *Pest Management Science*, 76(2): 454–463.

Li XY, Yin YQ, Nyunt KT, Sathya K, LIu Y, Chen AD, 2020. Analysis on population genetic diversity of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province, China, Myanmar and Cambodia based on mtCOI gene sequence. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 789–796. [李向永, 尹艳琼, Nyunt KT, Sathya K, 刘莹, 谌爱东, 2020. 基于 *mtCOI* 基因序列的我国云南省和缅甸、柬埔寨草地贪夜蛾种群遗传多样性分析. 植物保护学报, 47(4): 789–796.]

Lin PJ, Zhang Z, Wang XL, Liu DX, Hu G, Zhang YH, 2020. Population dynamics and trajectory simulation of migratory moths of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yanqing of Beijing in 2019. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 758–769. [林培炯, 张智, 王旭龙, 刘冬雪, 胡高, 张云慧, 2020. 2019年北京市延庆区草地贪夜蛾种群动态与虫源分析. 植物保护学报, 47(4): 758–769.]

Lin W, Xu MF, Quan YB, Liao L, Gao L, 2019. Potential geographic distribution of *Spodoptera frugiperda* in China based on MaxEnt model. *Plant Quarantine*, 33(4): 69–73. [林伟, 徐淼锋, 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, 33(4): 69–73.]

Liu H, Lan TM, Fang DM, Gui FR, Wang HL, Guo W, Chen XF, Chang Y, He SQ, Lyu LH, Sahu SK, Chen L, Li HM, Liu P, Fan GY, Liu TX, Hao RS, Lu HR, Chen B, Zhu SS, Lu ZH, Huang FN, Dong W, Dong Y, Kang L, Yang HM, Sheng J, Zhu YY, Liu X, 2019. Chromosome level draft genomes of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest in China. *bioRxiv*, 671560.

Liu Y, Xiao HM, Mei Y, Yang Y, Ye XH, Chen AD, Li F, 2019. Evolutionary analysis of chemoreception related gene families of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Environmental Entomology*, 41(4): 718–726. [刘莹, 肖花美, 梅洋, 杨义, 叶昕海, 谌爱东, 李飞, 2019. 草地贪夜蛾化学感受相关基因家族的进化分析. 环境昆虫学报, 41(4): 718–726.]

Liu ZX, Liao CY, Zou LM, Jin MH, Shan YX, Quan YD, Yao H, Zhang L, Wang P, Liu ZZ, Wang N, Li AJ, Liu KY, Tabashnik BE, Heckel DG, Wu KM, Xiao YT, 2024. Retrotransposon-mediated disruption of a chitin synthase gene confers insect resistance to *Bacillus thuringiensis Vip3Aa* toxin. *PLoS Biology*, 22(7): e3002704.

Luo J, Ma J, Wu MF, Qi GJ, Liu J, Tang J, Hu G, 2020. Original area of fall armyworm individuals newly invaded in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Rice Science*, 34(1): 80–87. [罗举, 马健, 武明飞, 齐国君, 刘杰, 唐健, 胡高, 2020. 浙江入侵草地贪夜蛾的迁入虫源. 中国水稻科学, 34(1): 80–87.]

Ma GC, Tang C, Gong Z, Jin T, Wen HB, 2025. Genetic analysis and molecular identification of *Spodoptera frugiperda* invading into eighteen counties in Hainan. *Journal of Biosafety*, 34(4): 324–330. [马光昌, 唐超, 龚治, 金涛, 温海波, 2025. 入侵海南 18 个市县草地贪夜蛾的遗传分析与分子鉴定. 生物安全学报, 34(4): 324–330.]

Meagher RL, Nagoshi RN, Stuhl CJ, 2011. Oviposition choice of two fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Journal of Insect Behavior*, 24(5): 337–347.

Monnerat R, Martins E, Queiroz P, Ordúz S, Jaramillo G, Benintende G, Cozzi J, Dolores Real M, Martinez-Ramirez A, Rausell C, Cerón J, Ibarra JE, Cristina Del Rincon-Castro M, 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.

Nagoshi KL, Allan SA, Meagher RL, 2020. Assessing the use of wing morphometrics to identify fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in field collections. *Journal of Economic*

Entomology, 113(2): 800–807.

Nagoshi RN, 2012. Improvements in the identification of strains facilitate population studies of fall armyworm subgroups. *Annals of the Entomological Society of America*, 105(2): 351–358.

Nagoshi RN, Dhanani I, Asokan R, Mahadevaswamy HM, Kalleshwaraswamy CM, Sharanabasappa, Meagher RL, 2019a. Genetic characterization of fall armyworm infesting South Africa and India indicate recent introduction from a common source population. *PLoS ONE*, 14(5): e0217755.

Nagoshi RN, Goergen G, Tounou KA, Agboka K, Koffi D, Meagher RL, 2018. Analysis of strain distribution, migratory potential, and invasion history of fall armyworm populations in northern Sub-Saharan Africa. *Scientific Reports*, 8(1): 3710.

Nagoshi RN, Meagher RL, 2004. Behavior and distribution of the two fall armyworm host strains in Florida. *Florida Entomologist*, 87(4): 440–449.

Nagoshi RN, Meagher RL, 2008. Review of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) genetic complexity and migration. *Florida Entomologist*, 91(4): 546–554.

Nagoshi RN, Meagher RL, 2022. The *Spodoptera frugiperda* host strains: What they are and why they matter for understanding and controlling this global agricultural pest. *Journal of Economic Entomology*, 115(6): 1729–1743.

Nagoshi RN, Meagher RL, Hay-Roe M, 2012. Inferring the annual migration patterns of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the United States from mitochondrial haplotypes. *Ecology and Evolution*, 2(7): 1458–1467.

Nagoshi RN, Meagher RL, Jenkins DA, 2010. Puerto Rico fall armyworm has only limited interactions with those from Brazil or Texas but could have substantial exchanges with Florida populations. *Journal of Economic Entomology*, 103(2): 360–367.

Nagoshi RN, Nagoshi BY, Cañarte E, Navarrete B, Solórzano R, Garcés-Carrera S, 2019b. Genetic characterization of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in Ecuador and comparisons with regional populations identify likely migratory relationships. *PLoS ONE*, 14(9): e0222332.

Nagoshi RN, Rosas-García NM, Meagher RL, Fleischer SJ, Westbrook JK, Sappington TW, Hay-Roe M, Thomas JMG, Murúa GM, 2015. Haplotype profile comparisons between *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) populations from Mexico with those from Puerto Rico, south America, and the United States and their implications to migratory behavior. *Journal of Economic Entomology*, 108(1): 135–144.

Nagoshi RN, Silvie P, Meagher RL, Lopez J, Machado V, 2007. Identification and comparison of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Brazil, Texas, and Florida. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(3): 394–402.

Nam K, Nhim S, Robin S, Bretaudeau A, Nègre N, d'Alençon E, 2020. Positive selection alone is sufficient for whole genome differentiation at the early stage of speciation process in the fall armyworm. *BMC Ecology and Evolution*, 20(1): 152.

Nguyen DT, Chen YZ, Herron GA, 2021. Preliminary characterisation of known pesticide resistance alleles in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in its invasive Australian range. *Austral Entomology*, 60(4): 782–790.

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.

Pashley DP, 1988. Quantitative genetics, development and physiological adaptation in host strains of fall armyworm. *Evolution*, 42(1): 93–102.

Pavinato VC, Martinelli S, de Lima PF, Zucchi MI, Omoto C, 2013. Microsatellite markers for genetic studies of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Genetics and Molecular Research*, 12(1): 370–380.

Popham HJR, Rowley DL, Harrison RL, 2021. Differential insecticidal properties of *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus isolates against corn-strain and rice-strain fall armyworm, and genomic analysis of three isolates. *Journal of Invertebrate Pathology*, 183: 107561.

Prowell DP, McMichael M, Silvain JF, 2004. Multilocus genetic analysis of host use, introgression, and speciation in host strains of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 97(5): 1034–1044.

Qi GJ, Ma J, Hu G, Yu YH, Chen AD, Gao Y, Lü LH, 2019. Analysis of migratory routes and atmospheric features of the newly invaded fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) in Guangdong Province. *Journal of Environmental Entomology*, 41(3): 488–496. [齐国君, 马健, 胡高, 于永浩, 谌爱东, 高燕, 吕利华, 2019. 首次入侵广东的草地贪夜蛾迁入路径及天气背景分析. 环境昆虫学报, 41(3): 488–496.]

Randall Hughes A, Inouye BD, Johnson MTJ, Underwood N, Vellend M, 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11(6): 609–623.

Ren A, Zhao K, Liu JX, Gao BJ, 2013. Research advance on genetic diversity and host population differentiation of insects. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 28(3): 254–258. [任爱, 赵凯, 刘军侠, 高宝嘉, 2013. 昆虫不同寄主种群遗传分

化及其生理适应机制研究进展. 河北林果研究, 28(3): 254–258.]

Ríos-Díez JD, Saldamando-Benjumea CI, 2011. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strains from central Colombia to two insecticides, methomyl and lambda-cyhalothrin: A study of the genetic basis of resistance. *Journal of Economic Entomology*, 104(5): 1698–1705.

Samanta S, Barman M, Thakur H, Chakraborty S, Upadhyaya G, Roy D, Banerjee A, Samanta A, Tarafdar J, 2023. Evidence of population expansion and insecticide resistance mechanism in invasive fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*). *BMC Biotechnology*, 23(1): 17.

Schöfl G, Dill A, Heckel DG, Groot AT, 2011. Allochronic separation versus mate choice: Nonrandom patterns of mating between fall armyworm host strains. *The American Naturalist*, 177(4): 470–485.

Schöfl G, Heckel DG, Groot AT, 2009. Time-shifted reproductive behaviours among fall armyworm (Noctuidae: *Spodoptera frugiperda*) host strains: Evidence for differing modes of inheritance. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(7): 1447–1459.

Shi Y, Liu QQ, Lu WJ, Yuan J, Yang YH, Oakeshott J, Wu YD, 2023. Divergent amplifications of CYP9A cytochrome P450 genes provide two noctuid pests with differential protection against xenobiotics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(37): e2308685120.

Sun XJ, Zhang GY, Liu Y, Wang XY, Xu FS, Du GZ, Feng HK, Geng FH, Zhang QH, Hu G, Zhai BP, 2021. Tracking the migration path and source areas of the fall armyworm in Henan. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(3): 579–591. [孙旭军, 张国彦, 刘一, 王新媛, 胥付生, 杜桂枝, 冯贺奎, 耿丰华, 张秋红, 胡高, 翟保平, 2021. 河南省草地贪夜蛾迁入路径及虫源地分析. 应用昆虫学报, 58(3): 579–591.]

Sun XX, Hu CX, Jia HR, Wu QL, Shen XJ, Zhao SY, Jiang YY, Wu KM, 2021. Case study on the first immigration of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* invading into China. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(3): 664–672.

Sun ZX, Chen YH, Lu ZH, Li YH, Chen YP, Du EW, Chen XF, Lu K, Gui FR, 2025a. Mutations in the *GSTe2* promoter in the emamectin benzoate-resistant strain of *Spodoptera frugiperda* contribute to elevated expression levels and enhanced metabolic detoxification capacity against emamectin benzoate. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 73(37): 23213–23225.

Sun ZX, Fu PF, Chen YP, Lu ZH, Wan FH, Gui FR, 2025b. Population genomics of migratory and resident *Spodoptera frugiperda* reveals key genes and loci driving migration traits. *Pest Management Science*, 81(6): 3112–3121.

Tan SQ, Wang ZX, He JX, Ma ZN, Yin L, Zhang ZB, Zhang YS, 2024. Analysis of the migration path and source areas of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Hunan Province in 2021. *Journal of Plant Protection*, 51(1): 132–140. [谭泗桥, 王梓轩, 何健璇, 马智能, 尹丽, 张政兵, 张永生, 2024. 2021 年湖南省草地贪夜蛾迁飞路径及虫源地分析. 植物保护学报, 51(1): 132–140.]

Tang YL, Gu RC, Wu YY, Zou XM, Zhang Z, Niu XH, Wang ZL, Chen J, Li T, Li CF, Wei JH, Pan GQ, Zhou ZY, 2019. Biotype identification of the population of *Spodoptera frugiperda* that migrated to Chongqing area. *Journal of Southwest University* (*Natural Science Edition*), 41(7): 1–7. [唐运林, 顾偌铖, 吴燕燕, 邹祥明, 张祯, 牛小慧, 王泽乐, 陈洁, 李田, 李春峰, 韦俊宏, 潘国庆, 周泽扬, 2019. 入侵重庆地区的草地贪夜蛾种群生物型鉴定. 西南大学学报(自然科学版), 41(7): 1–7.]

Tay WT, Rane RV, Padovan A, Walsh TK, Elfekih S, Downes S, Nam K, d'Alençon E, Zhang JP, Wu YD, Nègre N, Kunz D, Kriticos DJ, Czepak C, Otim MH, Gordon KHJ, 2022. Global population genomic signature of *Spodoptera frugiperda* (fall armyworm) supports complex introduction events across the old world. *Communications Biology*, 5(1): 297.

Tessnow AE, Nagoshi RN, Meagher RL, Gilligan TM, Sadd BM, Carrière Y, Davis HN, Fleischer SJ, Richers K, Palumbo JC, Porter P, Verle Rodrigues JC, Sword GA, 2025. Genomic patterns of strain-specific genetic structure, linkage, and selection across fall armyworm populations. *BMC Genomics*, 26(1): 116.

Tessnow AE, Raszick TJ, Porter P, Sword GA, 2022. Patterns of genomic and allochronic strain divergence in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *Ecology and Evolution*, 12(3): e8706.

Wan J, Huang C, Li CY, Zhou HX, Ren YL, Li ZY, Xing LS, Zhang B, Qiao X, Liu B, Liu CH, Xi Y, Liu WX, Wang WK, Qian WQ, Simon M, Wan FH, 2021. Biology, invasion and management of the agricultural invader: Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Integrative Agriculture*, 20(3): 646–663.

Wan XW, Liu YH, Zhang B, 2012. Invasion history of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*, in the Pacific-Asia region: Two main invasion routes. *PLoS ONE*, 7(5): e36176.

Wang HD, Song J, Hunt BJ, Zuo KR, Zhou HR, Hayward A, Li BB, Xiao YJ, Geng X, Bass C, Zhou ST, 2024. UDP-glycosyltransferases act as key determinants of host plant

range in generalist and specialist *Spodoptera* species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(19): e2402045121.

Wang HH, Zhao R, Gao J, Zhang L, Zhang S, Liang P, Gao XW, Gu SH, 2023. Genetic architecture and insecticide resistance in Chinese populations of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Pest Science*, 96(4): 1595–1610.

Wang JL, Wei JQ, Sun ZX, Xu HH, Lin F, 2020. Haplotype and genetic diversity analysis of *Spodoptera frugiperda* invading in three provinces of central and southern China. *Journal of South China Agricultural University*, 41(1): 9–16. [王佳丽, 韦加奇, 孙志秀, 徐汉虹, 林菲, 2020. 入侵我国中南三省(区)草地贪夜蛾的单倍体型和群体遗传结构分析. 华南农业大学学报, 41(1): 9–16.]

Wang P, He PC, Zhu JS, Guo D, Chu D, 2020. Molecular identification of invasive *Spodoptera frugiperda* individuals in Shandong Province based on *mtCO Ⅰ* gene. *Shandong Agricultural Sciences*, 52(2): 97–100. [王鹏, 贺培从, 朱军生, 国栋, 褚栋, 2020. 基于 *mtCOI* 基因对入侵山东各地草地贪夜蛾的分子鉴定. 山东农业科学, 52(2): 97–100.]

Wang X, Du ZY, Duan YG, Liu SL, Liu J, Li BY, Ma L, Wu YF, Tian L, Song F, Cai WZ, Li H, 2025. Population genomics analyses reveal the role of hybridization in the rapid invasion of fall armyworm. *Journal of Advanced Research*, 74: 43–55.

Wang XT, Lu H, Lü BQ, Tang JH, Luo YP, Wang SC, 2024. Identification and analysis of biotype of fall armyworm in Hainan. *China Plant Protection*, 44(1): 41–45, 61. [王秀婷, 卢辉, 吕宝乾, 唐继洪, 骆焱平, 王树昌, 2024. 海南草地贪夜蛾生物型鉴定与分析. 中国植保导刊, 44(1): 41–45, 61.]

Wang YR, Cai XY, Zhuang JX, Hou YM, 2020. Molecular identification of *Spodoptera frugiperda* invaded in Fujian province. *Plant Protection*, 46(4): 189–193, 209. [王亚如, 蔡香云, 庄家祥, 侯有明, 2020. 入侵福建的草地贪夜蛾的分子鉴定. 植物保护, 46(4): 189–193, 209.]

Wen SW, 2022. Identification of host strain status and detection of insecticide resistance mutations in 2019-2021 field populations of *Spodoptera frugiperda* in China. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [温思为, 2022. 2019-2021 年我国草地贪夜蛾田间种群寄主型鉴定及抗药性基因频率检测. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]

Wu QL, Jiang YY, Liu Y, Liu J, Ma J, Hu G, Yang MJ, Wu KM, 2022. Migration pathway of *Spodoptera frugiperda* in northwestern China. *Scientia Agricultura Sinica*, 55(10): 1949–1960. [吴秋琳, 姜玉英, 刘媛, 刘杰, 马景, 胡高, 杨明进, 吴孔明, 2022. 草地贪夜蛾在中国西北地区的迁飞路径. 中国农业科学, 55(10): 1949–1960.]

Wu MY, Lv HX, Guo ZM, Li S, Tang JH, Li JH, You H, Ma KS, 2024. miR-317-3p and miR-283-5p play a crucial role in regulating the resistance to indoxacarb in *Spodoptera frugiperda* by targeting *GSTs4*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(13): 6889–6899.

Wu ZW, Shi PQ, Zeng YH, Huang WF, Huang QZ, Ma XH, Guo LZ, 2019. Population life tables of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed on three host plants. *Plant Protection*, 45(6): 59–64. [吴正伟, 师沛琼, 曾永辉, 黄炜锋, 黄勤知, 马新华, 郭良珍, 2019. 3 种寄主植物饲养的草地贪夜蛾种群生命表. 植物保护, 45(6): 59–64.]

Xiao HM, Ye XH, Xu HX, Mei Y, Yang Y, Chen X, Yang YJ, Liu T, Yu YY, Yang WF, Lu ZX, Li F, 2020. The genetic adaptations of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* facilitated its rapid global dispersal and invasion. *Molecular Ecology Resources*, 20(4): 1050–1068.

Xu LN, Hu BJ, Su XY, Qi RD, Su WH, Qiu K, Zhou ZY, Zheng ZY, Zhang QY, Hu F, Wang ZY, 2019. Genetic analysis of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* invaded in Anhui Province. *Plant Protection*, 45(5): 47–53. [徐丽娜, 胡本进, 苏贤岩, 戚仁德, 苏卫华, 邱坤, 周子燕, 郑兆阳, 张启勇, 胡飞, 王振营, 2019. 入侵安徽省草地贪夜蛾的遗传分析. 植物保护, 45(5): 47–53.]

Ye XH, Yang Y, Mei Y, Xiao HM, Li F, 2019. The genome annotation and comparative genomics analysis of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Environmental Entomology*, 41(4): 706–717. [叶昕海, 杨义, 梅洋, 肖花美, 李飞, 2019. 草地贪夜蛾基因组注释及分析. 环境昆虫学报, 41(4): 706–717.]

Zhai YY, Yuan DZ, Zhao SL, Bai YW, Chen ZJ, Qian F, Zhu LX, Hong B, 2022. Biotype identification of *Spodoptera frugiperda* populations invaded in Shaanxi Province based on molecular markers. *Journal of Environmental Entomology*, 44(4): 784–791. [翟颖妍, 袁冬贞, 赵世磊, 白应文, 陈志杰, 钱丰, 朱陵侠, 洪波, 2022. 基于分子标记的入侵陕西草地贪夜蛾种群生物型分析. 环境昆虫学报, 44(4): 784–791.]

Zhang DW, Chen J, Wei YH, Hui NN, Guo ZJ, Luo JC, 2024. Genetic diversity analysis and governance strategy of *Spodoptera frugiperda* populations in northwest China. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 33(2): 312–320. [张大为, 陈靖, 魏玉红, 惠娜娜, 郭致杰, 罗进仓, 2024. 西北地区草地贪夜蛾种群遗传多样性分析及治理策略. 西北农业学报, 33(2): 312–320.]

Zhang L, Jin MH, Zhang DD, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT, 2019a. Molecular identification of invasive fall armyworm

Spodoptera frugiperda in Yunnan Province. *Plant Protection*, 45(2): 19–24, 56. [张磊, 靳明辉, 张丹丹, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛, 2019a. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定. 植物保护, 45(2): 19–24, 56.]

Zhang L, Li ZY, Peng Y, Liang XY, Wilson K, Chipabika G, Karangwa P, Uzayisenga B, Mensah BA, Kachigamba DL, Xiao YT, 2023a. Global genomic signature reveals the evolution of fall armyworm in the Eastern hemisphere. *Molecular Ecology*, 32(20): 5463–5478.

Zhang L, Liu B, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT, 2019b. Molecular characterization analysis of fall armyworm populations in China. *Plant Protection*, 45(4): 20–27. [张磊, 柳贝, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛, 2019b. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析. 植物保护, 45(4): 20–27.]

Zhang L, Liu B, Zheng WG, Liu CH, Zhang DD, Zhao SY, Li ZY, Xu PJ, Wilson K, Withers A, Jones CM, Smith JA, Chipabika G, Kachigamba DL, Nam K, d'Alençon E, Liu B, Liang XY, Jin MH, Wu C, Chakrabarty S, Yang XM, Jiang YY, Liu J, Liu XL, Quan WP, Wang GR, Fan W, Qian WQ, Wu KM, Xiao YT, 2020. Genetic structure and insecticide resistance characteristics of fall armyworm populations invading China. *Molecular Ecology Resources*, 20(6): 1682–1696.

Zhang L, Liu B, Zheng WG, Liu CH, Zhang DD, Zhao SY, Xu PJ, Wilson K, Withers A, Jones C, Smith J, Chipabika G, Kachigamba D, Nam K, d'Alençon E, Liu B, Liang XY, Jin MH, Wu C, Xiao YT, 2019. High-depth resequencing reveals hybrid population and insecticide resistance characteristics of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) invading China. *bioRxiv*, 813154.

Zhang WJ, Zheng ML, Zhu YY, Li HL, Dong DF, Yu XY, Li XS, 2024. Nutritional resources regulate the reproduction or migration of *Spodoptera frugiperda* through juvenile hormones and 20-Hydroxyecdysone. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(49): 27062–27074.

Zhang XY, Feng CH, Wan XW, Hu G, Li Q, Jiang CX, 2020. The source areas and migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Sichuan Province in 2019. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 770–779. [张雪艳, 封传红, 万宣伍, 胡高, 李庆, 蒋春先, 2020. 2019 年四川省草地贪夜蛾迁入虫源地分布及迁飞路径. 植物保护学报, 47(4): 770–779.]

Zhang XY, Huang L, Liu J, Zhang HB, Qiu K, Lu F, Hu G, 2023b. Migration dynamics of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith) in the Yangtze River Delta. *Insects*, 14(2): 127.

Zhang ZT, Xie AT, Dong J, Yang JG, Zhang AH, Wang SY, 2021. Identification of *Spodoptera frugiperda* host strains in Beijing and other regions. *China Plant Protection*, 41(10): 10–15, 9. [张子腾, 谢爱婷, 董杰, 杨建国, 张爱环, 王帅宇, 2021. 北京等地区草地贪夜蛾种群生物型鉴定. 中国植保导刊, 41(10): 10–15, 9.]

Zhao JF, Zheng Y, Qiu LM, Ding XL, Yao FL, He YX, 2020. Biotype identification and analysis of the overwintering population of fall armyworm in Fujian Province, China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(6): 1326–1332. [赵金凤, 郑宇, 邱良妙, 丁雪玲, 姚凤銮, 何玉仙, 2020. 福建省草地贪夜蛾越冬种群生物型鉴定与分析. 应用昆虫学报, 57(6): 1326–1332.]

Zhou XJ, Sheng CF, Li M, Wan H, Liu D, Qiu XH, 2010. Expression responses of nine cytochrome P450 genes to xenobiotics in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 97(3): 209–213.

Zhou XY, Wu QL, Jia HR, Wu KM, 2021. Searchlight trapping reveals seasonal cross-ocean migration of fall armyworm over the South China Sea. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(3): 673–684.

Zhu JY, Li L, Xiao KR, He SQ, Gui FR, 2021. Genomic and transcriptomic analysis reveals cuticular protein genes responding to different insecticides in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Insects*, 12(11): 997.