



刘莹, 肖花美, 梅洋, 杨义, 叶昕海, 谌爱东, 李飞. 草地贪夜蛾化学感受相关基因家族的进化分析 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 718–726.

草地贪夜蛾化学感受相关基因家族的进化分析

刘莹¹, 肖花美^{2,3*}, 梅洋³, 杨义³, 叶昕海³, 谌爱东^{1*}, 李飞³

(1. 云南省农业科学院农业环境资源研究所, 昆明 650205; 2. 宜春学院生命科学与资源环境学院, 江西省作物生长发育调控重点实验室, 江西宜春 336000; 3. 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058)

摘要: 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 于今年1月首次在我国发现以来, 已迅速扩散到长江流域省份, 对我国玉米生产造成重大危害。本文从全基因组水平对草地贪夜蛾化学感受相关基因进行了鉴定和进化分析。获得了54个气味结合蛋白 (odorant binding proteins, OBP)、15个化学感受蛋白 (chemosensory proteins, CSP)、82个气味受体 (odorant receptors, OR)、210个味觉受体 (gustatory receptors, GR)、44个离子型受体 (ionotropic receptors, IR) 和13个感受神经元膜蛋白 (sensory neuron membrane proteins, SNMP) 基因。进化分析发现, 与家蚕相比, 草地贪夜蛾 OBP 与 GR 基因具有明显的扩增现象, 但 SNMP 基因存在轻微的收缩。本研究首次从基因组水平鉴定了草地贪夜蛾化学感受相关基因, 为进一步开展该物种的相关研究奠定了基础。

关键词: 草地贪夜蛾; 气味结合蛋白; 化学感受蛋白; 气味受体; 味觉受体; 离子型受体; 感受神经元膜蛋白; 基因扩增

中图分类号: Q968.1; S433.4

文献标识码: A

文章编号: 1674–0858 (2019) 04–0718–09

Evolutionary analysis of chemoreception related gene families of *Spodoptera frugiperda*

LIU Ying¹, XIAO Hua-Mei^{2,3*}, MEI Yang³, YANG Yi³, YE Xin-Hai³, CHEN Ai-Dong^{1*}, LI Fei³

(1. Agriculture Environment and Resources Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China; 2. College of Life Sciences and Resource Environment / Key Laboratory of Crop Growth and Development Regulation, Jiangxi Province, Yichun University, Yichun 336000, Jiangxi Province, China; 3. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: *Spodoptera frugiperda* had spread around to Yangtze River province rapidly, since it was found in China in January, 2019. This pest had caused great harm to maize production in our country. Here, the chemoreception related gene family in 14 insects including *S. frugiperda* were annotated and analysis. In total, 54 odorant binding protein genes, 15 chemosensory proteins genes, 82 odorant receptor genes, 210 gustatory receptor genes, 44 ionotropic receptor genes and 13 sensory neuron membrane protein genes were found in *S. frugiperda*. Phylogenetic analysis showed that the OBP genes and GR genes were significantly expanded when compared with *Bombyx mori*, while the SNMP genes were slightly contracted. This is the first investigation to identify and analyze the chemoreception related gene families in *S. frugiperda* at the genomic level, which established the foundation to further research of *S. frugiperda*.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; OBP; CSP; OR; IR; GR; SNMP; gene expansion

基金项目: 国家自然科学基金 (31760514); 云南省财政项目; 江西省自然科学基金青年基金 (20181BAB214012)

作者简介: 刘莹, 博士, 研究方向为昆虫基因组学与生物信息学, E-mail: liuyingqh@sina.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 肖花美, 博士, 副教授, 主要研究方向为昆虫基因组学与生物信息学, E-mail: xiaohuamei625@163.com; 谌爱东, 博士, 研究员, 主要研究方向为农业害虫种群灾害机制及绿色防控技术, E-mail: shenad68@163.com

收稿日期 Received: 2019–07–24; 接受日期 Accepted: 2019–07–30

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*, 是联合国粮农组织全球预警的重大害虫, 原产于美洲热带及亚热带地区, 是广泛分布在美洲各国的重大迁飞性害虫 (Sparks AN, 1979; Todd & Poole, 1980; Martinelli *et al.*, 2006)。2016 年 1 月, 草地贪夜蛾侵入非洲, 首次发现于尼日利亚, 短短两年时间迅速蔓延至非洲的 44 个国家, 并造成巨大危害 (Goergen G *et al.*, 2016)。2018 年 5 月, 草地贪夜蛾侵入印度。2019 年 1 月 11 日侵入我国云南西南部为害冬玉米, 截至 6 月该虫已迅速蔓延到全国 16 多个省 (市、区)。草地贪夜蛾具有适生区域广、迁飞能力强、繁殖倍数高、暴食为害重、防控难度大的特点 (Montezano *et al.*, 2018; 郭井菲等, 2019; 王磊等, 2019; 赵雪晴等, 2019), 今后的发生极有可能常态化, 成为我国北迁南回、周年循环发生的重大害虫 (吴秋林等, 2019), 将对我国粮食作物的安全生产造成巨大威胁 (Abrahams *et al.*, 2017; Early *et al.*, 2018; Ganiger *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2019; 张磊等, 2019), 因此近年来引起了我国植保学者的高度重视 (梅洋等, 2019; 唐璞等, 2019; 叶昕海等, 2019)。

在巴西、美国等地区, 除种植转 Bt 基因玉米外, 对草地贪夜蛾的防治主要以化学防治为主。长期的化学防治, 也导致了草地贪夜蛾对使用过的药剂产生抗药性, 甚至对未大量使用过的药剂也产生了严重的交互抗性 (Yu, 1991; Yu & Jr, 2007; Ríos-Díez & Saldamando-Benjumea, 2011; Zhu *et al.*, 2015; Okuma *et al.*, 2018; Boaventura *et al.*, 2019)。因此, 确定新的潜在分子靶标位点, 尤其是化学感受蛋白, 开发新的嗅觉干扰防治措施, 将成为一个重要的发展方向 (Potter, 2014)。化学感受是昆虫中重要的生物过程, 与昆虫的觅食、交配、产卵、躲避天敌等一系列的生理活动密切相关 (Sanchez-Gracia *et al.*, 2009; Yoshizawa *et al.*, 2011)。昆虫具有复杂、敏感而特殊的化学感受系统, 以准确感知寄主植物或同类散发的化学信息素。目前, 在昆虫的化学感受系统中已鉴定出多种相关的气味蛋白包括气味结合蛋白 (Odorant Binding Proteins, OBPs)、化学感受蛋白 (Chemosensory Proteins, CSPs)、气味受体 (Olfactory Receptors, ORs)、味觉受体 (Gustatory Receptors, GRs)、亲离子受体 (Ionotropic Receptors, IRs)、感受神经元膜蛋白 (Sensory Neuron Membrane Proteins, SNMPs) 等。外界的化学信息素和环境气味通常为疏水性挥发分子, 需

要通过与 OBPs 或 CSPs 两类小分子水溶性蛋白结合, 才能从外部环境运送到感觉神经元的化学感受器 (Kanaujia & Kaissling, 1985; Jacquinjoly *et al.*, 2001; Nardi *et al.*, 2003)。3 种跨膜转运受体 ORs、GRs 和 IRs 则负责识别和辨别各种化学信息素和环境气味, 以调节化学感受 (Clyne *et al.*, 2000; Benton *et al.*, 2009; Montell, 2009)。SNMPs 则在外界气味分子顺利到达进而激活气味受体的过程中起重要作用 (Vogt, 2003)。

研究害虫的嗅觉系统, 通过切断或干扰植物与昆虫之间的化学联系, 开发对高等生物无害、环境友好型的昆虫引诱剂或趋避剂, 已成为当前有害生物综合防治的主要方向之一, 具有良好的发展前景。本研究采用草地贪夜蛾最新注释的基因组版本, 鉴定了气味结合蛋白 (OBP)、气味受体 (OR)、味觉受体 (GR)、离子型受体 (IR)、化学感受蛋白 (CSP) 和感受神经膜蛋白 (SNMP) 等基因序列, 并与家蚕的对应基因进行进化分析, 研究化学感受基因在草地贪夜蛾中的收缩与扩增的现象, 为研究该虫化学感受基因的分子结构和功能奠定了基础。

1 材料与方法

1.1 基因组数据

本研究使用最新版本的草地贪夜蛾基因组注释数据 (2019 年 7 月版), 下载于 InsectBase 数据库 (<http://www.insect-genome.com/FAW/>, Yin *et al.*, 2016)。同时选取其它 13 个昆虫基因组进行化学感受相关基因家族的注释与分析, 包括黑腹果蝇、1 种毛翅目石蛾、2 种鳞翅目蝶类昆虫和 10 种鳞翅目蛾类昆虫, 分别是: 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、石蛾 *Stenopsyche tienmushanensis*、帝王蝶 *Danaus plexippus*、柑橘凤蝶 *Papilio xuthus*、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*、粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*、家蚕 *Bombyx mori*、日本柞蚕 *Antheraea yamamai*、烟草天蛾 *Manduca sexta*、冬尺蛾 *Operophtera brumata* 和小菜蛾 *Plutella xylostella*。日本柞蚕和石蛾的数据下载自 GigaDB (<http://gigadb.org/>), 其余物种的基因组数据下载自 NCBI。以上数据在进行后续分析之前, 均需要去冗余和可变剪切, 即每个基因只保留 1 条最长的蛋白序列。

1.2 基因家族注释

本研究对草地贪夜蛾及其他昆虫的化学感受相关基因: OBPs、ORs、GRs、IRs、CSPs、SNMPs 基因家族进行注释, 具体流程如下:

1) 构建基因家族参考序列库。从 GenBank、FlyBase、UniProtKb/Swiss-Prot 和 InsectBase 数据库中下载以上六个基因家族的蛋白序列, 构建参考蛋白序列库。

2) 同源比对。使用 Blastp (version 2.7.1) 软件将草地贪夜蛾及其它昆虫的蛋白序列与参考序列库进行比对, E-value 值为 1E-3, 获得备选的蛋白序列。

3) 结构域比对。以 PFAM 数据库 (El-Gebali *et al.*, 2019) 为库文件, 使用 HMMER 软件 (version 3.0) (Potter *et al.*, 2018) 在备选的蛋白序列中搜索相应基因家族特有的结构域, E-value 值为 1E-5, 过滤不含特征结构域的序列, 获得属于该基因家族的蛋白序列, 即为最终的基因家族序列。

1.3 系统发育树构建

在每个基因家族的分析中, 首先使用 MAFFT 软件 (version 7) (Katoh&Standley, 2016) 进行多序列比对 (-auto 模式), 之后用 TrimAl 软件 (version 1.4. rev22) (Capella-Gutierrez *et al.*, 2009) 去除多序列比对结构中的低保守区域 (使用参

数: -automated1); 再用 iqtree 软件 (version 1.6.7) (Nguyen *et al.*, 2015) 中的 ModelFinder 预测建树最佳模型, 构建系统发育树; 最后使用在线工具 iTOL (<https://itol.embl.de/>) 展示进化树。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾化学感受相关基因家族注释

对草地贪夜蛾基因组中的化学感受相关基因家族进行注释, 共鉴定到气味结合蛋白 (OBP) 基因 54 个、化学感受蛋白 (CSP) 基因 15 个、气味受体 (OR) 基因 82 个、味觉受体 (GR) 基因 210 个、离子型受体 (IR) 基因 44 个和感受神经膜蛋白 (SNMP) 基因 13 个。其中草地贪夜蛾 OBP、OR 基因数量在所有物种中最多, GR 基因数量与其他夜蛾科昆虫接近, 且明显多于非夜蛾科昆虫 (表 1)。

2.2 草地贪夜蛾气味结合 OBP 基因家族

对草地贪夜蛾和家蚕 OBP 基因家族进行注释, 分别鉴定出 54 和 36 个 OBP 基因, 并用于系统进化树的构建。进化分析结果表明, 与家蚕相比, 草地贪夜蛾 OBP 基因在各个分支中均有出现, 并在其中一支出现基因成簇聚集, 表明草地贪夜蛾 OBP 基因存在扩增现象 (图 1)。

表 1 草地贪夜蛾等 14 种昆虫的化学感受相关基因家族统计
Table 1 The chemoreception gene families in 14 insects

	OBP	CSP	OR	GR	IR	SNMP
斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	43	18	70	237	39	14
草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	54	15	82	210	44	13
粉纹夜蛾 <i>Trichoplusia ni</i>	39	19	73	198	42	16
冬尺蛾 <i>Operophtera brumata</i>	26	18	38	64	38	18
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	40	23	80	213	38	16
烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	41	21	51	45	30	15
烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i>	42	31	68	200	38	17
石蛾 <i>Stenopsyche tienmushanensis</i>	38	6	26	53	42	17
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	45	38	73	69	40	20
帝王蝶 <i>Danaus plexippus</i>	33	33	46	68	32	16
柑橘凤蝶 <i>Papilio xuthus</i>	36	23	55	59	32	12
家蚕 <i>Bombyx mori</i>	36	21	78	69	38	16
日本柞蚕 <i>Antheraea yamamai</i>	32	19	26	51	34	14
黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	44	4	59	60	57	14

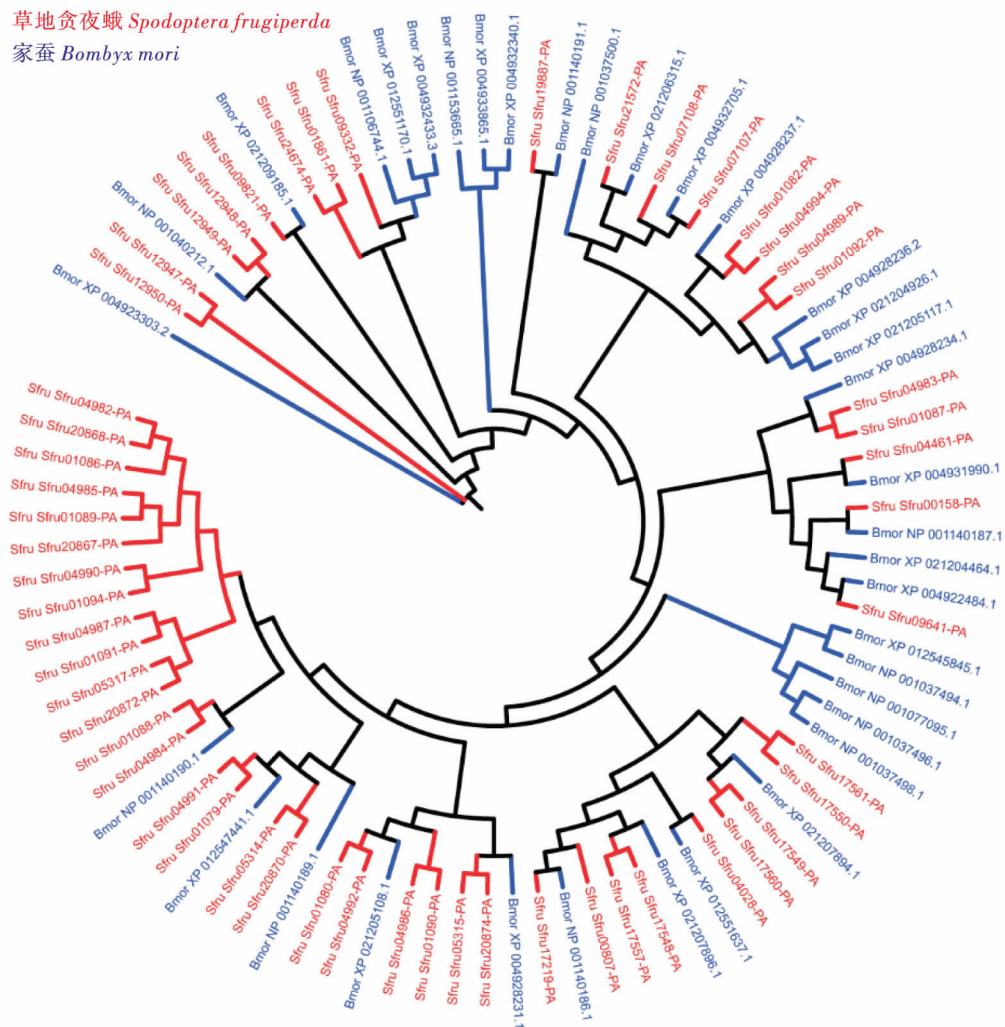


图1 草地贪夜蛾与家蚕 OBP 基因进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree of the OBP genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

2.3 草地贪夜蛾化学感受蛋白 CSP 基因家族

从基因组注释结果中获得草地贪夜蛾和家蚕的 CSP 基因分别有 15 和 21 个。构建系统发育树发现,在这两种鳞翅目昆虫中,CSP 基因在各分支上均有分布,说明 CSP 基因在草地贪夜蛾和家蚕的进化中是相对保守的,起源于这两个物种的共同祖先(图2)。

2.4 草地贪夜蛾气味受体 OR 基因家族

通过基因家族注释获得了草地贪夜蛾 OR 基因 82 个,家蚕的 OR 基因 78 个。通过系统发育分析可以看出,这 2 个物种的 OR 基因在各个分支均有分布,在个别小分支中,草地贪夜蛾和家蚕的 OR 基因均有扩增现象(图3)。

2.5 草地贪夜蛾味觉受体 GR 基因家族

不同种类的昆虫,基因组数据中鉴定出来的 GR 基因数量差异较大。草地贪夜蛾基因组中发现

210 个 GR 基因,远远多于家蚕基因组中的 69 个。通过系统发育分析发现,草地贪夜蛾与家蚕 GR 基因均趋向于成簇聚集,且部分 GR 基因亚家族在草地贪夜蛾基因组中发生了显著的特异性扩张(图4)。

2.6 草地贪夜蛾离子型受体 IR 基因家族

草地贪夜蛾基因组中鉴定得到 44 条 IR 基因,家蚕中有 38 条。系统发育分析发现,绝大多数 IR 基因在两个物种中相对保守,表明起源于 2 个物种的共同祖先。但草地贪夜蛾 IR 基因在多个簇中发生扩增(图5)。

2.7 草地贪夜蛾感受神经膜蛋白 SNMP 基因家族

通过对基因组数据的鉴定和挖掘,分别获得了 13 个和 16 个草地贪夜蛾和家蚕的 SNMP 基因。系统发育分析结果显示,这 2 个物种的 SNMP 基因相对保守,与家蚕相比,草地贪夜蛾在其中一个小分支中出现了基因丢失现象(图6)。

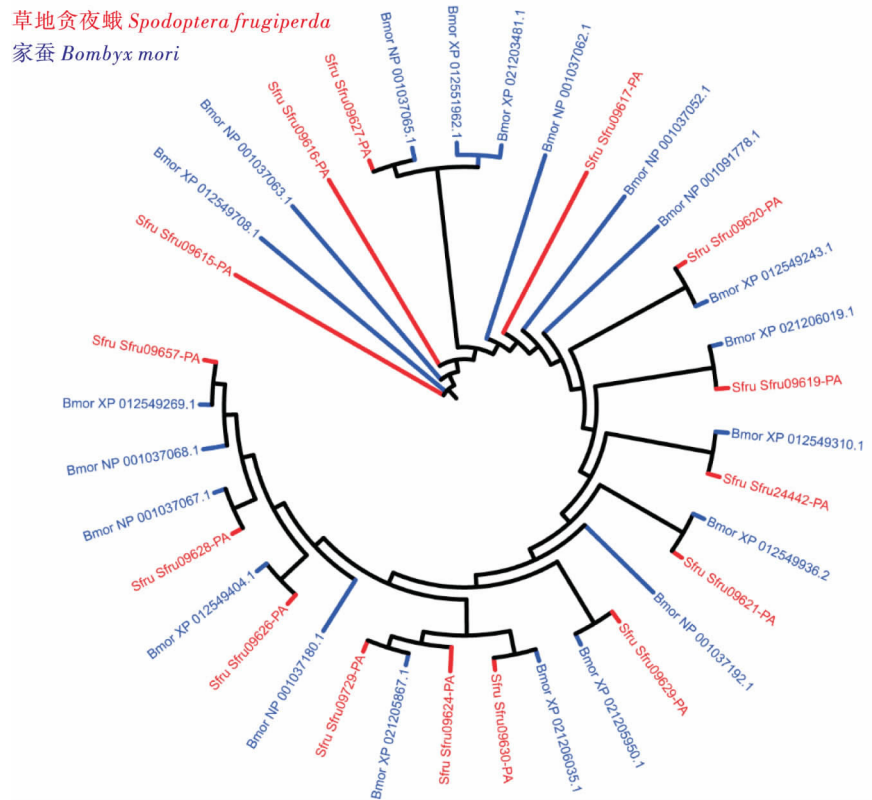


图2 草地贪夜蛾与家蚕 CSP 基因进化树

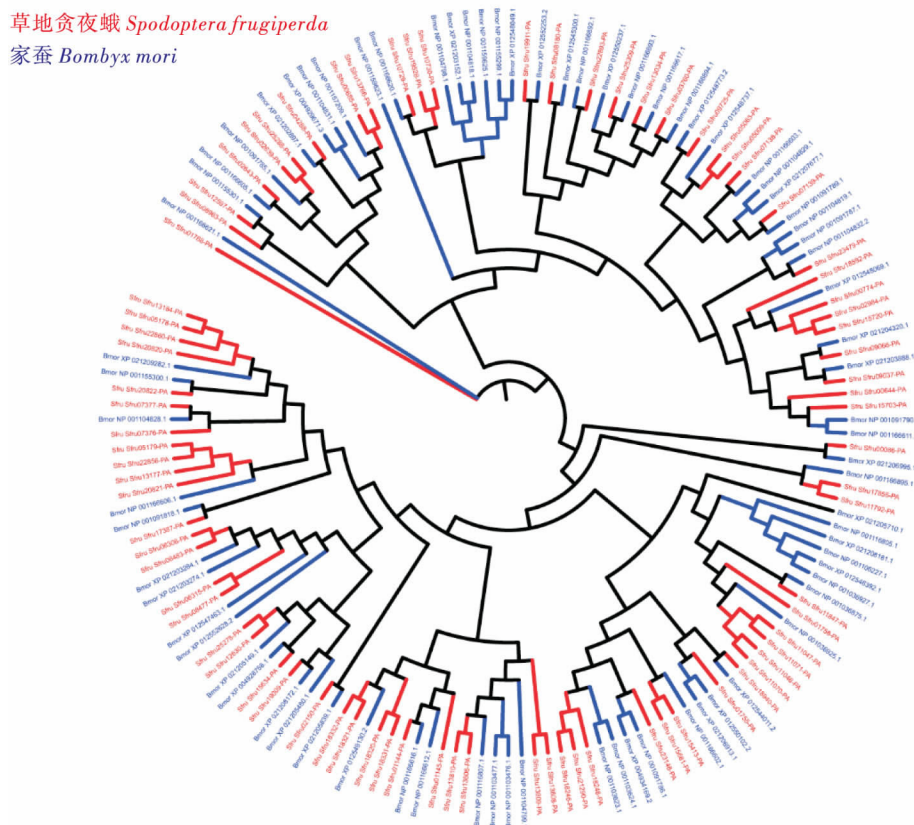
Fig. 2 Phylogenetic tree of the CSP genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

图3 草地贪夜蛾与家蚕 OR 基因进化树

Fig. 3 Phylogenetic tree of the OR genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*
家蚕 *Bombyx mori*

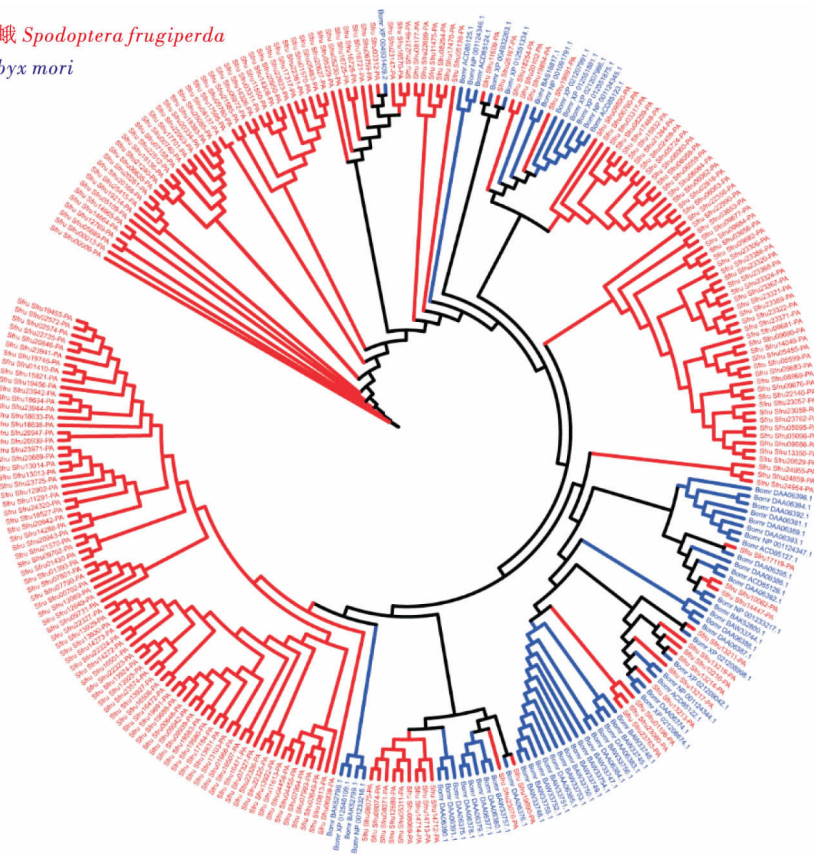


图4 草地贪夜蛾与家蚕 GR 基因进化树

Fig. 4 Phylogenetic tree of the GR genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*
家蚕 *Bombyx mori*

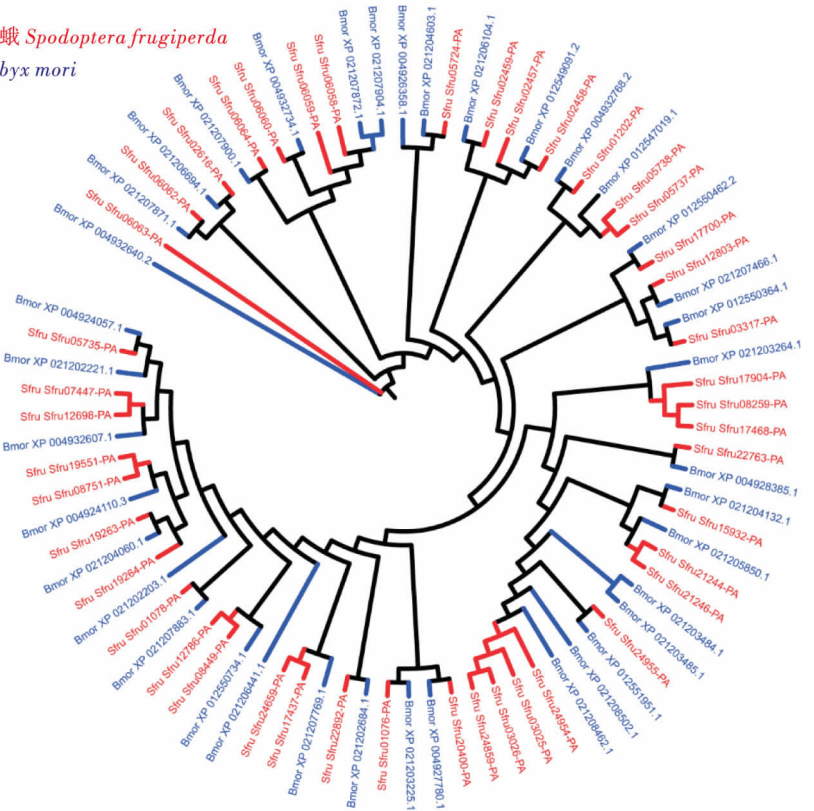


图5 草地贪夜蛾与家蚕 IR 基因进化树

Fig. 5 Phylogenetic tree of the IR genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

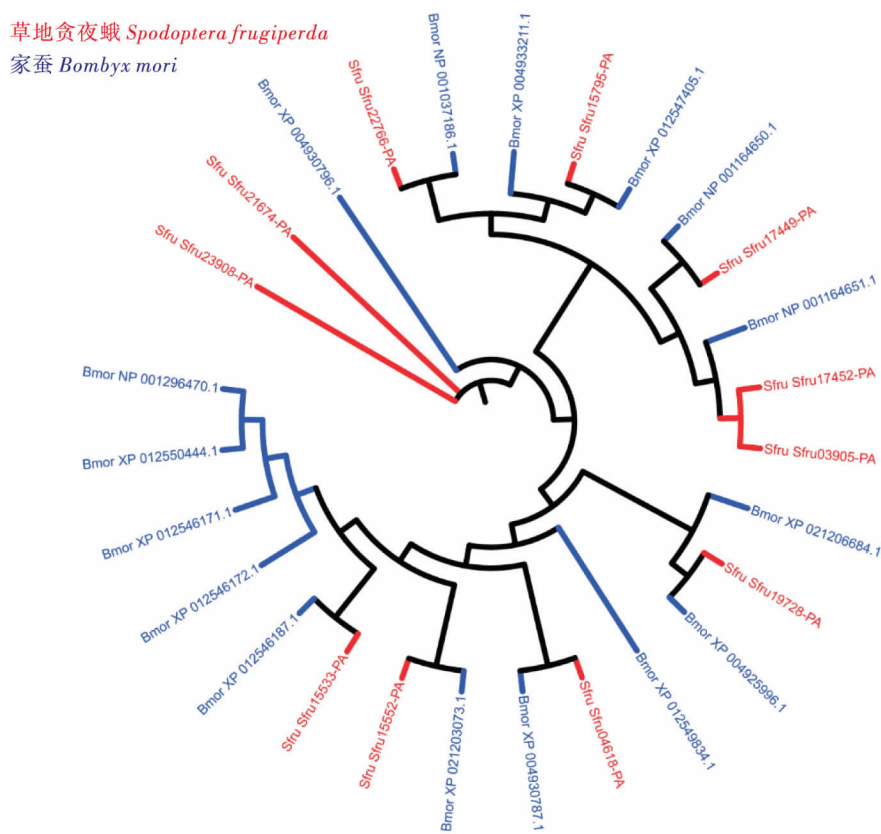


图6 草地贪夜蛾与家蚕 SNMP 基因进化树

Fig. 6 Phylogenetic tree of the SNMP genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

3 结论与讨论

化学感受基因在昆虫感受外界信息的过程中扮演着十分重要的角色 (Elfekih *et al.*, 2016)。各类化学感受蛋白基因数目在不同物种中具有数量差异,说明不同适应性的昆虫在感受外界信息的分子机制上存在着相应的差异。在对草地贪夜蛾和其它 13 个昆虫的化学感受相关基因的鉴定中发现,OBP、OR、GR 三类基因在草地贪夜蛾中的数目较多,其中 OBP 和 OR 基因在所有物种中数量最多,这些基因在草地贪夜蛾进化过程中为适应环境而扩增,是长期对环境适应的结果。且与家蚕相比,草地贪夜蛾 OBP 与 GR 基因发生了显著的扩增。草地贪夜蛾为杂食性昆虫,寄主多达 353 种 (Montezano *et al.*, 2018),而家蚕为寡食性昆虫,为识别更广范围的寄主,草地贪夜蛾进化出数量更多的 OBP 和 OR 基因。本研究还发现,在草地贪夜蛾、棉铃虫、烟芽夜蛾、斜纹夜蛾、粉纹夜蛾这 5 种鳞翅目夜蛾科昆虫中,GR 基因的数目远多于其他物种,推测该基因存在大量扩增

的现象,是夜蛾科昆虫的特异性扩张,反应了该科昆虫特有的进化和功能。在所选物种中,夜蛾科昆虫寄主范围最广 (表 1),而对果蝇的研究发现,果蝇 GR 基因的功能主要表现为对糖类 (Jiao *et al.*, 2007; Jiao *et al.*, 2008; Fujii *et al.*, 2015)、苦味和有毒物质 (Lee *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2012; Poudel *et al.*, 2015)、CO₂ (Jones *et al.*, 2007) 以及信息素 (Vilella & Hall, 2008) 的感受机制。植食性昆虫依赖于糖类获取碳源和能源,同时需要识别寄主及其次生代谢物,夜蛾科昆虫 GR 基因的扩增,有利于其感受不同寄主,获取食物和能源。本研究还发现与家蚕相比,草地贪夜蛾 SNMP 基因在进化树的一个分支中出现丢失现象,SNMP 为一类触角特异表达或触角高表达的基因家族 (Vogt *et al.*, 2009),在嗅觉感受中具有重要作用,草地贪夜蛾 SNMP 基因丢失原因,还需进一步数据分析。

本研究利用生物信息学方法,从全基因组水平鉴定了草地贪夜蛾化学感受相关基因,并与家蚕的基因组做了相应的系统发育分析,研究了这些基因在草地贪夜蛾中相对于家蚕的进化特征,

为后续开展化感相关基因在感受外界信息及其它生理活动上的功能研究奠定了基础。化学感受蛋白基因的进化研究能够有助于更加完整地解释昆虫取食、产卵、驱避和求偶的生化和分子机制, 进一步研究这些基因的生理功能及其结构, 选择合适的基因和位点开发以该基因为靶标的昆虫行为干扰因子, 可用于控制害虫行为或干扰其正常生理活动, 实现草地贪夜蛾的绿色防控。

参考文献 (References)

- Abrahams P, Bateman M, Beale T, *et al.* Fall armyworm: Impacts and implications for Africa. Evidence note (2), September 2017 [R]. Report to DFID. Wallingford, UK: CAB International.
- Benton R, Vannice K S, Gomez-diaz C, *et al.* Variant ionotropic glutamate receptors as chemosensory receptors in *Drosophila* [J]. *Cell*, 2009, 136 (1): 149–162.
- Boaventura D, Bolzan A, Padovez FEO, *et al.* Detection of a ryanodine receptor target – site mutation in diamide insecticide resistant fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Pest Management Science*, 2019. <https://doi.org/10.1002/ps.5505>.
- Capella – Gutierrez S, Silla – Martinez JM, Gabaldon T. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large – scale phylogenetic analyses [J]. *Bioinformatics*, 2009, 25 (15): 1972–1973.
- Clyne PJ, Warr CG, Carlson JR. Candidate taste receptors in *Drosophila* [J]. *Science*, 2000, 287 (5459): 1830–1834.
- Early R, González-Moreno P, Murphy ST, *et al.* Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm [J]. *NeoBiota*, 2018, 40: 25–50.
- Elfekih S, Chen CY, Hsu JC, *et al.* Identification and preliminary characterization of chemosensory perception – associated proteins in the melon fly *Bactrocera cucurbitae* using RNA – seq [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 19112.
- El-Gebali S, Mistry J, Bateman A, *et al.* The Pfam protein families database in 2019 [J]. *Nucleic Acids Research*, 2019, 47 (D1): D427–D432.
- Fujii S, Yavuz A, Slone J, *et al.* *Drosophila* sugar receptors in sweet taste perception, olfaction, and internal nutrient sensing [J]. *Current Biology*, 2015, 25 (5): 621–627.
- Ganiger PC, Yeshwanth HM, Muralimohan K, *et al.* Occurrence of the new invasive pest, fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), in the maize fields of Karnataka, India [J]. *Current Science*, 2018, 115 (4): 621–623.
- Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, *et al.* 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 [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (10): e0165632.
- Guo JF, He KL, WangZY. Biological characteristics, trend of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, and the strategy for management of the pest [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (3): 361–369. [郭井非, 何康来, 王振营. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策 [J]. 应用昆虫学报, 2019, 56 (3): 361–369]
- Jacquinjoly E, Vogt RG, François MC, *et al.* Functional and expression pattern analysis of chemosensory proteins expressed in antennae and pheromonal gland of *Mamestra brassicae* [J]. *Chemical Senses*, 2001, 26 (7): 833–844.
- Jiao Y, Moon SJ, Montell C. A *Drosophila* gustatory receptor required for the responses to sucrose, glucose, and maltose identified by mRNA tagging [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104 (35): 14110–14115.
- Jiao YC, Moon SJ, Wang XY, *et al.* Gr64f is required in combination with other gustatory receptors for sugar detection in *Drosophila* [J]. *Current Biology*, 2008, 18 (22): 1797–1801.
- Jones WD, Cayirlioglu P, Kadow IG, *et al.* Two chemosensory receptors together mediate carbon dioxide detection in *Drosophila* [J]. *Nature*, 2007, 445 (7123): 86–90.
- Kanaujia S, Kaissling KE. Interactions of pheromone with moth antennae: Adsorption, desorption and transport [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1985, 31 (1): 71–81.
- Katoh K, Standley DM. A simple method to control over-alignment in the MAFFT multiple sequence alignment program [J]. *Bioinformatics*, 2016, 32 (13): 1933–1942.
- Lee Y, Kang MJ, Shim J, *et al.* Gustatory receptors required for avoiding the insecticide l-canavanine [J]. *Journal of Neuroscience*, 2012, 32 (4): 1429–1435.
- Lee Y, Moon SJ, Montell C. Multiple gustatory receptors required for the caffeine response in *Drosophila* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106 (11): 4495–4500.
- Li X, Wu M, Ma J, *et al.* Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach [J/OL]. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/625632>, 20
- Martinelli S, Barata RM, Zucchi MI, *et al.* Molecular variability of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) populations associated to maize and cotton crops in Brazil [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2006, 99 (2): 519–526.
- Mei Y, Yang Y, Ye XH, *et al.* Evolutionary analysis of detoxification gene families of *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190724.1415.004.html>. [梅洋, 杨义, 叶昕海, 等. 草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族的进化分析 [J/OL]. 环境昆虫学报, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190724.1415.004.html>]
- Montell C. A taste of the *Drosophilagustatory* receptors [J]. *Current Opinion in Neurobiology*, 2009, 19 (4): 345–353.
- Montezano DG, Specht A, Sosa – Gomez DR, *et al.* Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. *African Entomology*, 2018, 26 (2): 286–300.
- Nardi JB, Lou AM, Walden KKO, *et al.* Expression patterns of odorant-binding proteins in antennae of the moth *Manduca sexta* [J]. *Cell and Tissue Research*, 2003, 313 (3): 321–333.
- Nguyen LT, Schmidt HA, Von Haeseler A, *et al.* IQ-TREE: A fast and

- effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, 32 (1): 268–274.
- Okuma DM, Bernardi D, Horikoshi RJ, *et al.* Inheritance and fitness costs of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) resistance to spinosad in Brazil [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74: 1441–1448.
- Potter CJ. Stop the biting: targeting a mosquito's sense of smell [J]. *Cell*, 2014, 156 (5): 878–881.
- Potter SC, Luciani A, Eddy SR, *et al.* HMMER web server: 2018 update [J]. *Nucleic Acids Research*, 2018, 46 (W1): W200–W204.
- Poudel S, Kim Y, Kim YT, *et al.* Gustatory receptors required for sensing umbelliferone in *Drosophila melanogaster* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2015, 66: 110–118.
- Ríos-Díez JD, Saldamando-Benjumea CI. 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 [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2011, 104 (5): 1698–1705.
- Sanchez-Gracia A, Vieira FG, Rozas J. Molecular evolution of the major chemosensory gene families in insects [J]. *Heredity*, 2009, 103 (3): 208.
- Sparks AN. A review of the biology of the fall armyworm [J]. *The Florida Entomologist*, 1979, 62 (2): 82–87.
- Tang P, Wang ZZ, Wu Q, *et al.* The natural enemies of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their application in biological control programs [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (3): 370–381. [唐璞, 王知知, 吴琼, 等. 草地贪夜蛾的天敌资源及其生物防治中的应用 [J]. 应用昆虫学报, 2019, 56 (3): 370–381]
- Todd EL, Poole RW. Keys and illustrations for the armyworm moths of the Noctuid genus *Spodoptera* guenee from the western hemisphere [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1980, 73 (6): 722–738.
- Villella A, Hall JC. Neurogenetics of courtship and mating in *Drosophila* [J]. *Advances in Genetics*, 2008, 62: 67–184.
- Vogt RG. Biochemical diversity of odor detection: OBPs, ODEs and SNMPs [J]. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology*, 2003: 391–445.
- Vogt RG, Miller NE, Litvack R, *et al.* The insect SNMP gene family [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 39 (7): 448–456.
- Wang L, Chen WK, Zhong GH, *et al.* Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith) [J/OL]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190523.1748.004.html>. [王磊, 陈科伟, 钟国华, 等. 重大入侵害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨 [J/OL]. 环境昆虫学报, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190523.1748.004.html>]
- Wu QL, Jiang YY, Hu G, *et al.* Analysis on spring and summer migration routes of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) from tropical and southern subtropical zones of China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3): 1–9. [吴秋林, 姜玉英, 胡高, 等. 中国热带和南亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析 [J]. 植物保护, 2019, 45 (3): 1–9]
- Ye XH, Yang Y, Mei Y, *et al.* The genome annotation and comparative genomics analysis of *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190725.0852.002.html>. [叶昕海, 杨义, 梅洋, 等. 草地贪夜蛾基因组注释及分析 [J/OL]. 环境昆虫学报, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20190725.0852.002.html>]
- Yin CL, Shen GY, Guo DH, *et al.* InsectBase: A resource for insect genomes and transcriptomes [J]. *Nucleic Acids Research*, 2016, 44 (D1): D801–D807.
- Yoshizawa Y, Sato R, Tsuchihara K, *et al.* Ligand carrier protein genes expressed in larval chemosensory organs of *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2011, 41 (8): 545–562.
- Yu SJ, Jr MC. Lack of cross-resistance to indoxacarb in insecticide-resistant *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) [J]. *Pest Management Science*, 2007, 63 (1): 63–67.
- Yu SJ. Insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1991, 39 (1): 84–91.
- Zhang L, Liu B, Jing YY, *et al.* Molecular characterization analysis of fall armyworm populations in China [J/OL]. *Plant Protection*, 2019, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019296>. [张磊, 柳贝, 姜玉英, 等. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析 [J/OL]. 植物保护, 2019, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019296>]
- Zhao X, Qu T, Li Y, *et al.* Seasonal occurrence characteristics of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in Yunnan in 2019 spring and summer [J/OL]. *Plant Protection*, 2019, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019345>. [赵雪晴, 屈天尧, 李亚红, 等. 2019年云南省草地贪夜蛾春夏季发生特征 [J/OL]. 植物保护, 2019, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019345>]
- Zhu Y, Blanco CA, Portilla M, *et al.* Evidence of multiple/cross resistance to Bt and organophosphate insecticides in Puerto Rico population of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2015, 122: 15–21.