



梅洋, 杨义, 叶昕海, 肖花美, 李飞. 草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族的进化分析 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 727–735.

草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族的进化分析

梅 洋¹, 杨 义¹, 叶昕海¹, 肖花美^{1,2*}, 李 飞¹

(1. 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058; 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)

摘要: 近年来草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 在世界各地猖獗为害, 其寄主范围广, 且已对多种化学药剂和转 Bt 玉米产生抗性。本文对包括草地贪夜蛾在内的 14 种昆虫进行了解毒代谢相关基因家族的注释, 在草地贪夜蛾中发现了 152 个细胞色素 P450 (cytochrome p450, P450)、92 个 ABC 转运蛋白 (ATP-binding cassette transporter, ABC transporter)、44 个谷胱甘肽转移酶 (glutathione s-transferase, GST) 以及 39 个尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶 (UDP-glucuronosyl-transferase, UGT)。与其他鳞翅目物种相比, 草地贪夜蛾的 P450 和 GST 基因数量最多, 其中 152 个 P450 基因可被归类至 Mito、CYP2、CYP3 和 CYP4 四个簇中; Mito 和 CYP2 簇的 P450 基因总数与家蚕 *Bombyx mori* 相近, 但 CYP3 和 CYP4 簇的 P450 基因明显多于家蚕, 进化分析结果显示 CYP3 和 CYP4 簇的 P450 基因发生了明显的扩增; 与家蚕 P450 基因的共线性分析发现草地贪夜蛾 89 个 P450 基因在其基因组上呈簇分布并发生了簇的扩增; 与家蚕相比, GST 和 ABC 转运蛋白家族基因的数量明显增多。UGT 基因家族没有明显增加, 但在基因进化分析中有成簇现象, 表明可能存在近期的扩增事件。本研究首次从基因组水平鉴定了草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族, 对理解草地贪夜蛾的生物学特性及抗性的形成具有重要指导意义。

关键词: 草地贪夜蛾; P450; GST; UGT; 扩增

中图分类号: Q963; S433.4

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2019) 04-0727-09

Evolutionary analysis of detoxification gene families of *Spodoptera frugiperda*

MEI Yang¹, YANG Yi¹, YE Xin-Hai¹, XIAO Hua-Mei^{1,2*}, LI Fei¹ (1. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. College of Life Sciences and Resource Environment / Key Laboratory of Crop Growth and Development Regulation, Jiangxi Province, Yichun University, Yichun 336000, China)

Abstract: *Spodoptera frugiperda* has spread worldwide in recent years, which has a wide range of hosts. This pest has developed resistance to a variety of chemicals insecticides and transgenic Bt corn. In this work, the detoxification enzymes related gene families in 14 insects including *S. frugiperda* were annotated. In total, 152 P450 genes, 92 ABC genes, 44 GST genes and 39 UGT genes were found in *S. frugiperda*. Comparing to other lepidopteran insects, *S. frugiperda* shared the highest number of P450 and GST genes, of which 152 P450 genes were classified into four clans: Mito, CYP2, CYP3 and CYP4. The number of P450 genes in Mito and CYP2 clan was similar to those in *Bombyx mori*, while in CYP3 and CYP4 clan the numbers were significantly more than those in *B. mori*. Phylogenetic analysis showed that the P450 genes of CYP3 and CYP4 clans in *S. frugiperda* were significantly expanded. Synteny

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

作者简介: 梅洋, 男, 博士研究生, 研究方向为昆虫基因组学与生物信息学

* 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

收稿日期 Received: 2019-07-18; 接受日期 Accepted: 2019-07-22

analysis with *B. mori* showed that 89 P450 genes of *S. frugiperda* were clustered in genome. Compared with *B. mori*, the number of GST and ABC family genes increased significantly. Although the UGT gene family had no significant increased, many clusters were found according to the evolution analysis, indicating a recent expansion event. This is the first investigation to identify and analyze the detoxification metabolism related gene families in *S. frugiperda* at the genomic level, which should be important for understanding the biological characteristics and resistance of *S. frugiperda*.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; P450; GST; UGT; expansion

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是一种来源于美洲热带和亚热带地区的重大迁飞性、杂食性鳞翅目农业害虫 (Sparks, 1979; Todd & Poole, 1980)。该虫繁殖能力、飞行能力强, 扩散速度快, 从 2016 年 1 月发现其在非洲尼日利亚爆发危害, 至 2017 年 9 月的一年多时间内, 该虫便迅速扩散至撒哈拉以南的 28 个非洲国家并持续扩散 (Goergen *et al.*, 2016; Feldmann *et al.*, 2019)。2018 年 5 月证实该虫已入侵亚洲国家 (Sharanabasappa *et al.*, 2018)。2019 年 1 月, 全国农业技术推广中心通报草地贪夜蛾入侵我国云南西南部 (全国农业技术推广中心, 2019a), 至 2019 年 5 月, 短短 4 个月时间便扩散至我国 13 省 (区) 61 个市 (州) 261 县 (市、区), 发生面积 108 万亩 (全国农业技术推广中心, 2019b)。草地贪夜蛾寄主范围广, 目前已报道的寄主超 350 种, 主要集中于禾本科、豆科和菊科植物, 其中禾本科植物 106 种 (Montezano *et al.*, 2018)。草地贪夜蛾存在两种不同的亚型, 玉米型 (Corn strain, C 型) 和水稻型 (Rice strain, R 型), 两种品系偏好的寄主不同, 前者偏好玉米、棉花和高粱, 后者主要取食水稻和各种牧草 (Pashley *et al.*, 1985)。目前已鉴定入侵我国的草地贪夜蛾为玉米型, 但不排除水稻型 (张磊等, 2019)。

据国际农业和生物科学中心 (CABI) 2017 年报道, 若无防治措施, 在有草地贪夜蛾为害的非洲国家, 可造成年均高达 24.81 亿至 61.87 亿美金的损失 (Abrahams *et al.*, 2017)。一直以来, 化学防治是草地贪夜蛾防治的主要方法, 但由于杀虫剂的广泛使用, 已有报道, 在美洲, 草地贪夜蛾已对 6 种作用模式的 29 种杀虫活性成分产生了抗药性 (Mota-Sanchez & Wise, 2017)。在波多黎各和墨西哥地区, 草地贪夜蛾对毒死蜱、苄氯菊酯、氟虫酰胺、氯虫苯甲酰胺、灭多虫、溴氰菊酯等杀虫剂均已产生不同程度的抗性 (Gutierrez-Moreno *et al.*, 2019)。此外, 由于转基因玉米的大

面积种植, 已发现在波多黎各、美国、巴西及阿根廷, 草地贪夜蛾对转 *Cry1F*、*Cry1Ac*、*Cry1Ab*、*Cry1A.105*、*Cry2Ab2* 基因玉米已产生不同程度的抗性 (Storer *et al.*, 2010; Jakka *et al.*, 2016; Banerjee *et al.*, 2017)。草地贪夜蛾入侵非洲和亚洲后选择压力降低, 目前, *Cry1F*、*Cry1Ab*、*Vip3A*、*Cry2Ab* 蛋白对入侵中国的草地贪夜蛾仍具有较强的致死作用 (李国平等, 2019), 国产转 *Cry1Ab* 玉米和转 *Cry1Ab + Vip3Aa* 玉米对草地贪夜蛾也有很强的致死作用 (张丹丹和吴孔明, 2019)。

为研究草地贪夜蛾对毒死蜱和高效氯氟氰菊酯的靶位点抗性机制, Carvalho 等 (Carvalho *et al.*, 2013) 扩增了乙酰胆碱酯酶 AChE 和钠离子通道蛋白 VGSC。通过搜索 BAC 文库及 EST 序列文库, Giraudo 等在草地贪夜蛾中共发现 42 个 P450 基因, 其中 CYP9A 家族基因在幼虫中, 经杀虫剂诱导后, 表达量显著下调 (Giraudo *et al.*, 2015)。昆虫代谢抗性的形成与谷胱甘肽转移酶、细胞色素 P450 氧化酶、羧酸酯酶基因的扩增、过表达以及修正密切相关 (周斌芬等, 2008)。研究草地贪夜蛾的解毒代谢, 还需依赖于基因组提供信息, 但目前未有草地贪夜蛾基因组水平相关解毒代谢基因的研究报道, 为此, 本研究采用草地贪夜蛾最新基因组注释版本, 获得了草地贪夜蛾的细胞色素 P450 基因家族、ABC 转运蛋白家族、谷胱甘肽转移酶家族、尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶家族, 分析了各家族在不同物种间的进化以及细胞色素 P450 家族与家蚕 P450 基因的共线性, 从基因组水平提供了草地贪夜蛾解毒代谢酶基因信息, 以期草地贪夜蛾的防治提供新方向。

1 材料与方法

1.1 基因组数据

本研究共选取 14 个昆虫基因组进行解毒代谢相关基因家族的注释与分析, 包括 10 种蛾类: 草

地贪夜蛾、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*、小菜蛾 *Plutella xylostella*, 2 种蝶类: 帝王蝶 *Danaus plexippus*、柑橘凤蝶 *Papilio xuthus*, 1 种毛翅目石蛾 *Stenopsyche tienmushanensis* 以及双翅目黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*。除日本柞蚕和石蛾的数据下载自 GigaDB (<http://gigadb.org/>), 所有数据均下载自 NCBI。进行后续分析之前, 对所有蛋白质序列进行去冗余, 保留最长的一条。草地贪夜蛾的基因组数据使用最新注释版本, 下载自 InsectBase (<http://www.insect-genome.com/FAW/>, Yin *et al.*, 2016)。

1.2 基因家族注释

本研究对草地贪夜蛾及其他昆虫的解毒代谢相关基因家族进行了注释, 包括: 细胞色素 P450 (cytochrome p450, P450)、ABC 转运蛋白 (ATP-binding cassette transporter, ABC transporter)、谷胱甘肽转移酶 (glutathione s-transferase, GST)、尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶 (UDP-glucuronosyltransferase, UGT), 具体流程如下:

1) 构建参考序列库。分别从 FlyBase、GenBank、UniProtKb/Swiss-Prot 和 InsectBase 数据库获得对应基因的序列, 建立基因参考序列库。

2) 同源比对。使用 BLAST (version 2.7.1) 将草地贪夜蛾及其他昆虫的基因组注释蛋白序列与基因参考序列库比对, *eval* 设置为 1E-3, 获得与目标基因家族相似的蛋白序列。

3) 结构域比对。以 PFAM 数据库 (El-Gebali *et al.*, 2019) 为库文件, 使用 HMMER (version 3.0) (Potter *et al.*, 2018) 在前一步获得的蛋白序列中搜索相应蛋白的特征结构域, *eval* 设置为 1E-5, 过滤掉不含特征结构域的序列, 获得属于该基因家族的蛋白序列。

1.3 系统发育树构建

使用 MAFFT 软件 (version 7) (Katoh & Standley, 2016) 对蛋白序列进行多序列比对 (-auto 模式), 利用 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), 最后采用 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。进化树可视化使用在线工具 iTOL (<https://itol.embl.de/>)。

1.4 共线性比较分析

使用 MCscanX 软件 (Wang *et al.*, 2012) 分析草地贪夜蛾 P450 基因与家蚕 P450 基因区域的共线性 (默认参数)。共线性的可视化使用 Python 脚本编写。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾解毒代谢相关基因家族注释

对草地贪夜蛾基因组中的解毒代谢相关基因家族进行注释, 共鉴定出细胞色素 P450 基因 152 个、ABC 转运蛋白 92 个、谷胱甘肽转移酶 44 个以及尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶 39 个 (表 1)。与其他鳞翅目物种相比, 草地贪夜蛾的细胞色素 P450 基因和谷胱甘肽转移酶基因数量最多, 表明这两个基因家族在草地贪夜蛾中发生了显著的扩增 (表 1)。

表 1 草地贪夜蛾等 14 种昆虫的解毒代谢相关基因家族统计
Table 1 The detoxification gene families in 14 insects

物种信息 Species	细胞色素 P450	ABC 转运蛋白 ABC	谷胱甘肽转移酶 GST	尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶 UGT
斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	122	120	41	52
草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	152	92	44	39
粉纹夜蛾 <i>Trichoplusia ni</i>	114	59	40	55
冬尺蛾 <i>Operophtera brumata</i>	130	77	29	37
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	106	57	40	46
烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	115	60	37	37
烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i>	115	80	36	29
石蛾 <i>Stenopsyche tienmushanensis</i>	113	58	35	28
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	98	128	43	28

续表 1 Continued table 1

物种信息 Species	细胞色素 P450	ABC 转运蛋白 ABC	谷胱甘肽转移酶 GST	尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶 UGT
帝王蝶 <i>Danaus plexippus</i>	80	59	28	35
柑橘凤蝶 <i>Papilio xuthus</i>	90	94	31	33
家蚕 <i>Bombyx mori</i>	90	59	27	42
日本柞蚕 <i>Antheraea yamamai</i>	91	69	37	38
黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	89	64	42	35

有 11、7、34、38 个基因 (表 2)。比较发现, 草地贪夜蛾 CYP3 和 CYP4 的基因的数量多于家蚕, 表明草地贪夜蛾 P450 基因的扩增主要发生在 CYP3 和 CYP4 两个簇中。

表 2 草地贪夜蛾与家蚕 P450 基因家族比较
Table 2 Comparison of P450 gene family between *Spodoptera frugiperda* and *Bombyx mori*

P450 簇 P450 clans	草地贪夜蛾 <i>S. frugiperda</i>	家蚕 <i>B. mori</i>
Mito	15	11
CYP2	12	7
CYP3	59	34
CYP4	66	38
总数 Total	152	90

2.2 草地贪夜蛾细胞色素 P450 基因家族进化

对草地贪夜蛾和家蚕的 P450 基因分析发现, 152 个 P450 基因可以被归类至 Mito、CYP2、CYP3 和 CYP4 4 个簇中。草地贪夜蛾 P450 基因 4 个簇分别包含 15、12、59 和 66 个基因, 而家蚕分别含

利用草地贪夜蛾和家蚕的 P450 基因, 构建系统发育树, 结果表明所有 242 个 P450 基因可以很好地聚成 4 个簇 (图 1), 其中 CYP3 和 CYP4 簇中, 草地贪夜蛾 P450 基因存在显著扩增。

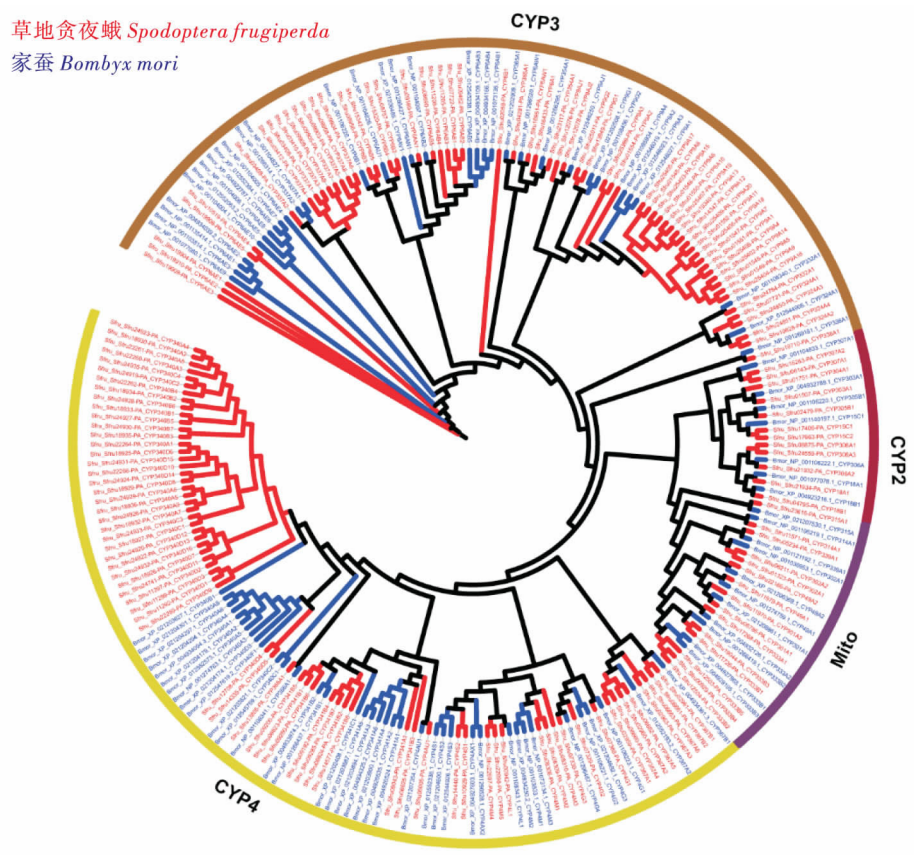


图 1 草地贪夜蛾与家蚕 P450 基因进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree of the P450 genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

本研究鉴定的草地贪夜蛾 152 个 P450 基因中, 89 个在基因组上成簇分布。与家蚕基因组的共线性分析发现, 草地贪夜蛾 scaffold 125 的 0.2 Mb ~ 0.4 Mb 区间中存在 9 个成簇的 P450 基因, 而对应的家蚕基因组区域中只存在 3 个 P450 基因簇; 草地贪夜蛾 scaffold 2122 和 scaffold 2371 中分别存在 6 个和 9 个成簇的 P450 基因, 而在家蚕基因组的共线性区域中, 并无 P450 基因 (图 2), 表明草地贪夜蛾的 P450 基因在长期的进化历程中, 发生了显著的扩增。

2.3 草地贪夜蛾谷胱甘肽转移酶 (GST) 基因家族进化

对草地贪夜蛾和家蚕 GST 基因家族进行注释, 分别鉴定出 44 个和 27 个 GST 基因。利用 MAFFT 和 TrimAl 软件分别进行多序列比对并对比对结果修剪, 去除明显比对不符的序列后, 共剩余 69 个 GST 基因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 GST 基因在部分

分支中发生了扩增, 存在一支中出现 6 个或 7 个 GST 基因成簇聚集 (图 3)。

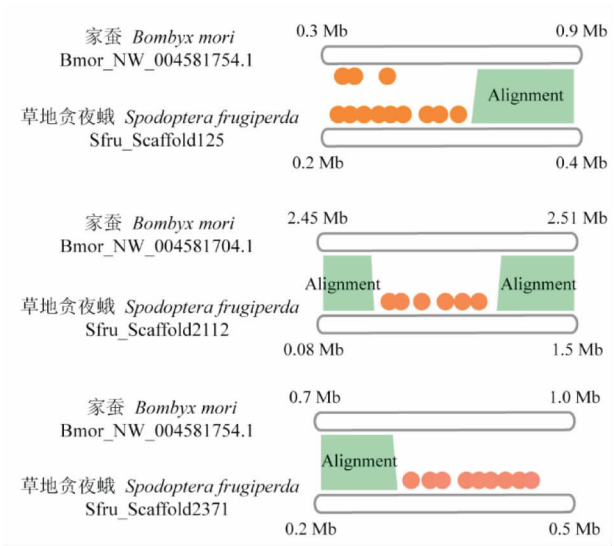


图 2 草地贪夜蛾与家蚕 P450 基因共线性分析
Fig. 2 Syteny analysis of the P450 genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

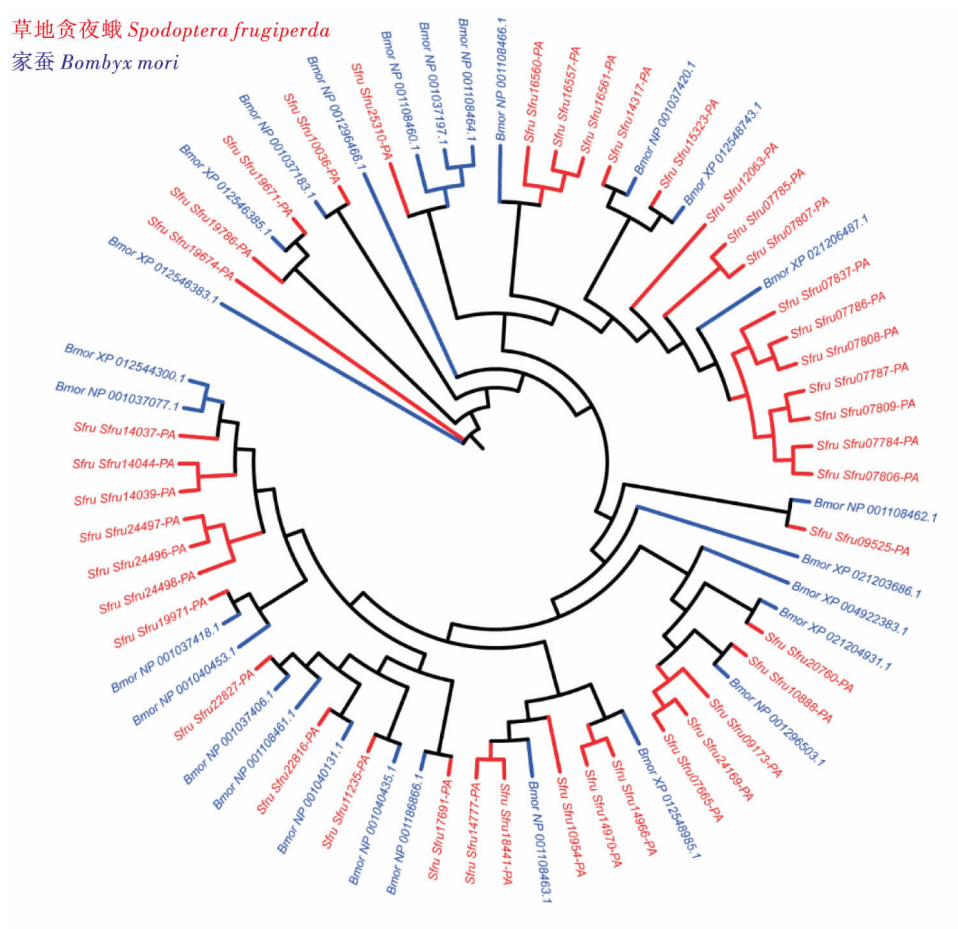


图 3 草地贪夜蛾与家蚕 GST 基因进化树
Fig. 3 Phylogenetic tree of the GST genes of *Spodoptera frugiperda* (red) and *Bombyx mori* (blue)

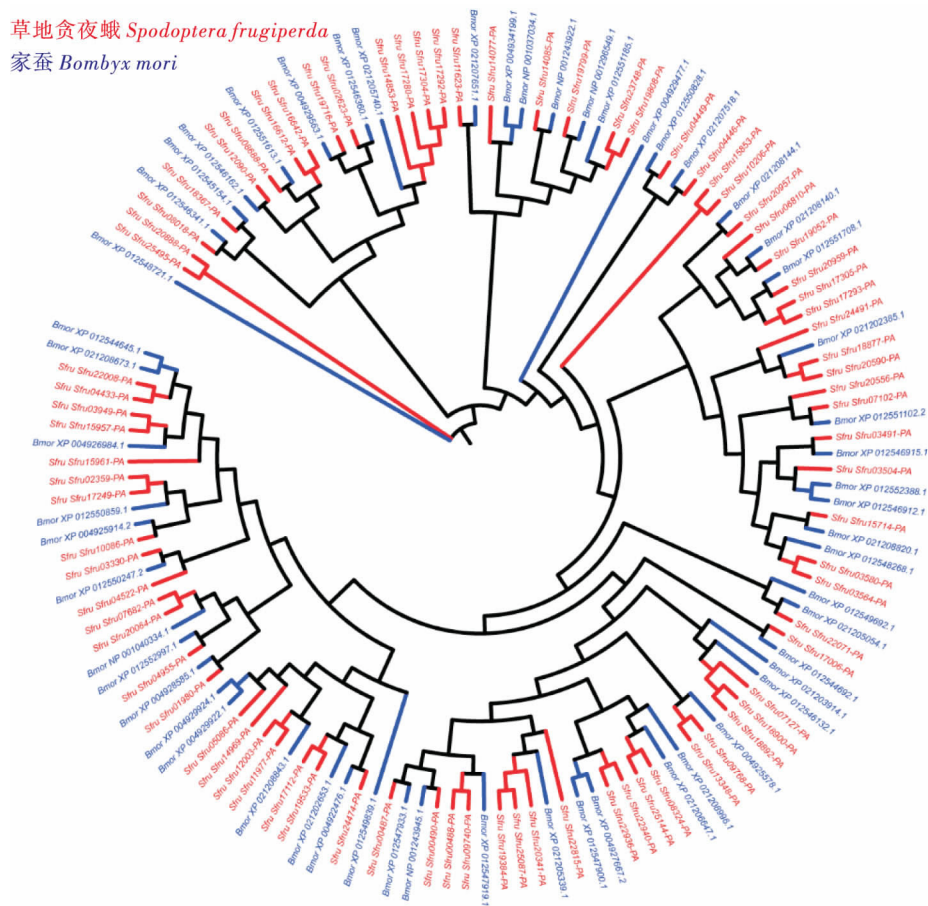


图5 草地贪夜蛾与家蚕 ABC 转录蛋白基因进化树

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

最重要的便是适应植物的次生代谢物, 如鳞翅目昆虫的强碱性中肠环境, 强烈抑制植物防御物中关键酶 (Gringorten *et al.*, 1993; Terra & Ferreira, 1994), 此外, 昆虫体内强大的解毒代谢系统亦是其反防御机制的重要组成部分, 昆虫解毒代谢过程分为三个阶段, 每个阶段具有不同的解毒代谢酶参与, 第一阶段参与的基因家族主要是细胞色素 P450, 第二阶段主要是谷胱甘肽转移酶 (GST)、尿苷二磷酸-糖基转移酶 (UGT) 以及羧酸酯酶等, 第三阶段是通过 ABC 转运蛋白家族将毒素排出细胞 (Despres *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2007; Dermauw & van Leeuwen, 2014)。初步的分析发现, 物种的寄主范围与解毒代谢酶基因数量有一定的正相关 (表 1), 表明解毒代谢酶基因的进化受食性的影响, 解毒代谢酶的扩增有利于其降解不同寄主植物的次生性代谢物质, 从而扩大寄主范围。

昆虫细胞色素 P450 参与内源性化合物的合成

和降解, 同时也兼具催化外源性物质如植物次生代谢物、杀虫剂以及环境污染物的代谢, 对昆虫的生长发育以及适应环境变化具有重要作用 (Feyereisen, 2006; Feyereisen, 2012)。昆虫细胞色素 P450 对植物次生代谢物的解毒代谢能力与其寄主范围息息相关, 杂食性昆虫比寡食性昆虫解毒代谢能力更强大, 具有更多数量的 P450 基因 (Ramsey *et al.*, 2010)。本研究在基因组水平注释了 14 个物种的 P450 基因家族, 其中草地贪夜蛾 P450 基因总数为 152, 在所选 14 个物种中数量最多, 明显多于寡食性昆虫家蚕的 90, 两者共线性分析发现草地贪夜蛾基因组上存在家蚕无 P450 基因的区域, 草地贪夜蛾为适应范围更广的寄主, 进化出数量庞大的解毒代谢酶 P450, 且在基因组上成簇存在并发生扩增。此外, 草地贪夜蛾 CYP3 和 CYP4 簇基因总数明显多于家蚕, 进化分析也发现相较于家蚕, 草地贪夜蛾 CYP3 和 CYP4 簇基因存在显著扩增。CYP3 簇的 P450 基因主要参与代

谢外源物质如药物、杀虫剂, 受杀虫剂、植物天然化合物的诱导, 具“环境响应基因”特征 (Feyereisen, 2012); CYP4 簇的 P450 基因序列高度分化, 受外源物诱导, 参与有毒化学物及信息素的代谢 (Feyereisen, 2006)。草地贪夜蛾的寄主植物, 多含有不利于昆虫生长发育或对昆虫具有毒杀作用的次生代谢物, 如玉米、小麦、黑麦等禾本科植物的环羟肟酸 (cyclic hydroxamic acids, CHx)、玉米中的环羟肟酸类次生物 DIMBOA (Kojima *et al.*, 2010)、棉花中的棉酚和倍半萜醛类 (hemiterpene aldehyde) (Stipanovic *et al.*, 2006)、烟草中的烟碱等等, 此外, 草地贪夜蛾的 P450 基因不仅可以代谢吡啶、芥子苷、黄酮和香豆素, 其幼虫的 P450 基因还可受花椒毒素、吡啶-3-甲醇、薄荷脑的诱导 (Giraud *et al.*, 2015)。草地贪夜蛾 CYP3 和 CYP4 簇基因的扩增, 有利于其应对寄主植物多样化次生代谢物的毒害。本研究还发现草地贪夜蛾 GST 和 UGT 基因, 存在明显的扩增或成簇聚集现象。已有研究报道, 人工饲料中的植物次生代谢物, 可以诱导草地贪夜蛾 GST 的表达 (Yu, 1984), 摄入昆虫体内的植物化感物质的毒性可被 UGT 酶代谢 (Luque *et al.*, 2002), UGT 酶对黄酮类、酚类及香豆素均具有活性 (Huang *et al.*, 2008)。P450、GST 和 UGT 基因的数量增加与扩增, 构成了草地贪夜蛾对植物次生代谢物的强大解毒代谢系统, 可能也被其用于对杀虫剂进行解毒代谢, 进而导致其在短期内, 对多种化学农药及 Bt 产生抗性。但本研究所注释的解毒代谢基因家族, 基于草地贪夜蛾 Sf9 细胞系, 细胞系中解毒代谢相关基因数量可能低于真实虫体 (Giraud *et al.*, 2015), 故仍需依赖于更高质量基因组, 进行更深一步的分析。

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.
- Banerjee R, Hasler J, Meagher R, *et al.* Mechanism and DNA-based detection of field-evolved resistance to transgenic Bt corn in fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 10877.
- 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.
- Carvalho RA, Omoto C, Field LM, *et al.* Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* [J]. *PLoS One*, 2013, 8 (4): e62268.
- Chen MS. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review [J]. *Insect Science*, 2008, 15 (2): 101–114.
- Dermauw W, van Leeuwen T. The ABC gene family in arthropods: Comparative genomics and role in insecticide transport and resistance [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 45: 89–110.
- Despres L, David JP, Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22 (6): 298–307.
- 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.
- Feldmann F, Rieckmann U, Winter S. The spread of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Africa—what should be done next? [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2019, 126 (2): 97–101.
- Feyereisen R. Evolution of insect P450 [J]. *Biochemical Society Transactions*, 2006, 34 (6): 1252–1255.
- Feyereisen R. Insect CYP genes and P450 enzymes. In: *Insect Molecular Biology and Biochemistry* [M]. Oxford: Elsevier, 2012: 236–316.
- Gatehouse JA. Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction [J]. *New Phytologist*, 2002, 156 (2): 145–169.
- Giraud M, Hilliou F, Fricaux T, *et al.* Cytochrome P450s from the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*): Responses to plant allelochemicals and pesticides [J]. *Insect Molecular Biology*, 2015, 24 (1): 115–128.
- 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): 1–10.
- Gringorten JL, Crawford DN, Harvey WR. High pH in the ectoperitrophic space of the larval Lepidopteran midgut [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1993, 183: 353–359.
- Gutierrez – Moreno R, Mota – Sanchez D, Blanco CA, *et al.* Field – evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019, 112 (2): 792–802.
- Huang FF, Chai CL, Zhang Z, *et al.* The UDP – glucosyltransferase multigene family in *Bombyx mori* [J]. *BMC Genomics*, 2008, 9: 563.
- Jakka SRK, Gong L, Hasler J, *et al.* Field – evolved mode 1 resistance of the fall armyworm to transgenic *CryIFa* – expressing corn associated with reduced *CryIFa* toxin binding and midgut alkaline phosphatase expression [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82 (4): 1023–1034.
- 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.
- Kojima W, Fujii T, Suwa M, *et al.* Physiological adaptation of the

- Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* to chemical defenses of its host plant, maize [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56 (9): 1349–1355.
- Li GP, Ji TJ, Xun XX *et al.* Susceptibility evaluation of invaded *Spodoptera frugiperda* population in Yunnan Province to five Bt proteins [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3): 15–20. [李国平, 姬婷婕, 孙小旭, 等. 入侵云南草地贪夜蛾种群对 5 种常用 Bt 蛋白的敏感性评价 [J]. 植物保护, 2019, 45 (3): 15–20]
- Li XC, Schuler MA, Berenbaum MR. Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics [J]. *Annual Review of Entomology*, 2007, 52: 231–253.
- Luque T, Okano K, O'reilly DR. Characterization of a novel silkworm (*Bombyx mori*) phenol UDP-glucosyltransferase [J]. *European Journal of Biochemistry*, 2002, 269 (3): 819–825.
- 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.
- Mota-Sanchez D, Wise J. Arthropod pesticide resistance database [J/OL]. Michigan State University. <https://www.pesticideresistance.org/>. 2017.
- National Agricultural Technology Extension and Service Center, 2019a. Plant disease and insect information. No. 13. Notification on the occurrence of fall armyworm in China and neighboring countries [R/OL]. [全国农业技术推广服务中心, 2019a. 植物病虫情报. 第 13 期. 我国及周边国家草地贪夜蛾发生为害情况通报 [R/OL]. <https://www.natesc.org.cn/Html/2019-04-04/28092-151760-2019-04-04-457997.html>]
- National Agricultural Technology Extension and Service Center, 2019b. Plant disease and insect information. No. 18. *Spodoptera frugiperda* invaded 13 provinces and damage the spring maize [R/OL]. [全国农业技术推广服务中心, 2019b. 植物病虫情报. 第 18 期. 草地贪夜蛾侵入 13 省份为害春玉米 [R/OL]. <https://www.natesc.org.cn/Html/2019-05-14/28092-151760-2019-05-14-458487.html>]
- 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.
- Pashley DP, Johnson SJ, Sparks AN. Genetic population-structure of migratory moths – the fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1985, 78 (6): 756–762.
- Potter SC, Luciani A, Eddy SR, *et al.* HMMER web server: 2018 update [J]. *Nucleic Acids Research*, 2018, 46 (W1): W200–W204.
- Ramsey JS, Rider DS, Walsh TK, *et al.* Comparative analysis of detoxification enzymes in *Acyrtosiphon pisum* and *Myzus persicae* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, 19: 155–164.
- Sharanabasappa, Kalleshwaraswamy CM, Asokan R, *et al.* First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), an alien invasive pest on maize in India [J]. *Pest Management in Horticultural Ecosystems*, 2018, 24 (1): 23–29.
- Sparks AN. A review of the biology of the fall armyworm [J]. *The Florida Entomologist*, 1979, 62 (2): 82–87.
- Stipanovic RD, Lopez JD Jr., Dowd MK, *et al.* Effect of racemic and (+) – and (–) – gossypol on the survival and development of *Helicoverpa zea* larvae [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32 (5): 959–968.
- Storer NP, Babcock JM, Schlenz M, *et al.* Discovery and characterization of field resistance to Bt maize: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103 (4): 1031–1038.
- Terra WR, Ferreira C. Insect digestive enzymes – properties, compartmentalization and function [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology B – Biochemistry & Molecular Biology*, 1994, 109 (1): 1–62.
- 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.
- Wang YP, Tang HB, DeBarry JD, *et al.* MScanX: A toolkit for detection and evolutionary analysis of gene synteny and collinearity [J]. *Nucleic Acids Research*, 2012, 40 (7): e49.
- 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.
- Yu SJ. Interactions of allelochemicals with detoxication enzymes of insecticide-susceptible and resistant fall armyworms [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1984, 22 (1): 60–68.
- Yu SJ, Nguyen SN, Abo-Elghar GE. Biochemical characteristics of insecticide resistance in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2003, 77 (1): 1–11.
- Zhang DD, Wu KM. The bioassay of Chinese domestic Bt – Cry1Ab and Bt – (Cry1Ab + Vip3Aa) maize against the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. *Plant Protection*, 2019, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019251>. [张丹丹, 吴孔明. 国产 Bt – Cry1Ab 和 Bt – (Cry1Ab + Vip3Aa) 玉米对草地贪夜蛾的抗性测定 [J/OL]. 植物保护, 2019, <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019251>]
- 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>]
- Zhou BF, Tang ZH, Gao JF. Advances in metabolic resistance to insecticides in insects [J]. *Agrochemicals*, 2008, 48 (5): 313–323. [周斌芬, 唐振华, 高菊芳. 昆虫代谢抗性的研究进展 [J]. 农药, 2008, 48 (5): 313–323]