昆虫不育技术在害虫防治中的应用和研究进展

顾俊文　王靖怡　张　琪*

（沈阳农业大学植物保护学院，沈阳 110866）

摘要：昆虫不育技术是一种通过释放不育昆虫来控制田间害虫种群的生物防治新策略。为将昆虫不育技术应用于防治全球入侵害虫草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*，该文对昆虫不育技术的作用机理和防治现状进行了综述，并对国内外利用该技术成功防治害虫的作用原理、作用方式和对多种害虫防治的成功案例进行了归纳；同时，对防治靶标基因*doublesex*的功能性作用进行总结。本综述基于CRISPR/Cas9基因编辑系统调控靶标基因，整理并展望通过释放携带显性致死基因的昆虫种群实现虫口密度控制的研究现状，为促进昆虫不育技术防治害虫提供理论基础。

关键词：昆虫不育技术；草地贪夜蛾；靶标基因；CRISPR/Cas9；*doublesex*（*dsx*）

Research progress and application on sterile insect technology for pest control

Gu Junwen　Wang Jingyi　Zhang Qi*

（College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, Liaoning Province, China）

Abstract: Sterile insect technology (SIT) is a novel strategy for biological control in the field by releasing sterile insects to reduce pest populations. To apply insect infertility technology to the prevention and control of the globally invasive pest *Spodoptera frugiperda*, this review provides a detailed explanation of the mechanism and status of insect infertility technology. It summarized the global use of SIT in pest control, including its principles, modes of action, and successful cases against various insects. In addition, this review provides a detailed analysis of the functional role of an important target gene for SIT, *doublesex*. Furthermore, it explores the potential of pest control through the release of insects carrying lethal genes based on CRISPR/Cas9 gene editing system, providing a theoretical basis for promoting the utilization of SIT for pest control.

Key words: sterile insect technology (SIT); *Spodoptera frugiperda*; target gene; CRISPR/Cas9; *doublesex* (*dsx*)

昆虫不育技术（sterile insect technique，SIT）是一种经典的遗传性害虫控制策略，由 Knipling（1955）率先提出，其原理主要是通过释放经过物理辐射、化学不育技术处理，或携带性别特异性致死基因或性别特异性不育基因的昆虫使目标害虫基因发生变化，导致其生殖能力下降，进而达到抑制田间害虫种群扩张的目的。人工饲养的经辐射处理的雄性昆虫被释放到田间与野生雌性昆虫交配以阻止其产生有活力的后代，该防治措施已经成功抑制了农业、畜牧业以及卫生重要害虫的数量（Benedict & Robinson，2003；Dyck et al.，2006；梁福君等，2022）。邱杰等（2019）研究表明，利用高剂量X射线辐射蛹期白纹伊蚊*Aedes albopictus*可以使辐射雄性成蚊的卵孵化率小于1.3%，同时，导致雌性成蚊几乎全体不育。化学不育技术是通过靶向昆虫生殖系统利用某些化学物质使雌雄两方或单方不育，使成虫交配后产卵量、孵化率显著降低以达到削减或消灭目的害虫的一种方法（梁福君等，2022）。张小亚（2019）

基金项目：国家自然科学基金面上项目（32072482）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：qizhang@syau.edu.cn

收稿日期：2023-09-05

研究发现不育胺食料可作为化学不育剂，可严重影响橘小实蝇*Bactrocera dorsalis*的产卵量及孵化率，从而达到防治目标。此外，孟倩倩等（2012）也报道了化学不育技术对实蝇科害虫的作用效果，即使用一定浓度的六磷胺水解蛋白溶液可以致使其雌虫和雄虫不育。然而，传统的不育方法有诸多限制因素，如辐射或化学处理导致的不育性状在野外难以稳定遗传（曾保胜等，2013）；需要释放多倍的野外种群虫量来达到防治的目的，同时增加了饲养成本，这极大限制了昆虫不育技术的田间应用（杨荣新等，1998；赵钧等，2021）。因此，亟待开发基于基因编辑的新型靶向遗传调控技术来实现昆虫不育的目的（Benedict & Robinson，2003）。

草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*属鳞翅目夜蛾科，是世界范围的入侵害虫，又称为秋黏虫、行军虫。该害虫原产于美洲热带地区，2016年被引入东半球，并迅速蔓延到非洲和亚洲大部分地区（Nagoshi et al.，2019）。在风力推动下草地贪夜蛾可在高空中长距离飞行数百公里，并需要合适的集结地以便休息和进食（Westbrook，2008）。草地贪夜蛾每年迁移的时间与距离和当地气候的变化和寄主植物之间的适应性相关（Westbrook et al.，2016）。自2019年以来，草地贪夜蛾从缅甸入侵我国多个云南省等多个省市（Wu et al.，2019），于2020年在辽宁省丹东市被发现（张丹等，2020）。

草地贪夜蛾的种类根据其宿主偏好和遗传差异分为玉米品系和水稻品系，这2种品系通常存在于不同的植物上发生为害（Pashley，1998；Dumas et al.，2015）。在我国，目前的作物种植体系中最常见的草地贪夜蛾为玉米品系（翟颖妍等，2022），主要在玉米上为害，除此之外也会对其他几种作物包括高粱、小米、棉花与水稻等进行为害（郭井菲等，2022；洪霖等，2023）。草地贪夜蛾具有暴食性，在到达成长期时对食物的需求会成几十倍的提升，给农作物造成巨大伤害，严重时导致毁种绝收（叶辉等，2022）。本文从昆虫不育技术的发展历程和重要靶标基因的功能等方面综述了昆虫不育技术在害虫防治中的研究进展和应用现状，并阐明了基于*dsx*靶向基因的雌性致死或者雄性不育的遗传调控技术，以期为防治草地贪夜蛾等重大害虫提供理论依据和为新型防控技术提供参考。

1 昆虫不育技术研究进展

1.1 分子不育技术的开发与研究进展

现代分子生物技术发展使得基因修饰和靶向敲除成为可能，而分子不育技术被认为是提高不育昆虫释放成功率的有效方法（Benedict，2021）。2005年*Science*报道了一种可以降低埃及伊蚊*Aedes aegypti*生育能力从而控制蚊子数量的昆虫不育技术方法，该方法利用遗传改造后的沃尔巴克氏菌*Wolbachia*可以在埃及伊蚊中建立起稳定感染，并造成高比例的细胞质不亲和现象，从而使受精卵无法孵化（Xi et al.，2005）。同时，感染沃尔巴克氏菌的雌性蚊子可以将此细菌在埃及伊蚊繁殖过程中广泛传播，并且可以在蚊子的7代内维持共生能力（Xi et al.，2005）。2019年*Nature*上报道了一个生物防治领域里的重大突破，该研究证明基于沃尔巴克氏菌昆虫不亲和技术结合基于辐射的昆虫不育技术可成功压制甚至清除野生白纹伊蚊种群，并且不育雄性的交配竞争力和生存能力几乎不受影响（Zheng et al.，2019）。研究学者通过定期释放感染了沃尔巴克氏菌的雄性蚊子，证明携带沃尔巴克氏菌的埃及伊蚊可以对野生型埃及伊蚊进行种群替换并降低虫口数量，这不仅可以实现区域性野生蚊子种群的长期有效的控制，同时还可以通过种群替换阻断蚊媒传播热带疾病，大大降低蚊媒疾病的暴发概率（Beebe et al.，2021）。而在农业害虫领域中，Gong et al.（2020）也报道了具有应用潜力的稳定携带人工转染沃尔巴克氏菌的褐飞虱*Nilaparvata lugens*品系，该品系的成功建立是以胚胎显微注射的方式而成功实现的。在遗传防控中使用转染或不育品系以不同的比例释放能有效替换实验室饲养的野生种群，同时表现出符合种群压制和种群替换策略所需要的特性，具备了进一步在田间试验的价值（李芝倩等，2017）。以上研究不但证明了基于昆虫不育技术控制农作物害虫种群数量的可行性，而且为农业害虫的防治提供崭新思路。

1.2 基于CRISPR/Cas9的分子遗传防控技术

目前，基因组编辑技术，如转录激活因子样效应物核酸酶（transcription activator-like effector nuclease，TALEN）和成簇规律间隔短回文重复序列（Clustered regularly interspaced short palindromic repeats，CRISPR），通过对不育或致死基因的精确修改、释放携带性别特异性致死基因或性别特异性不育基因的昆虫达到有效控制田间害虫种群的目的，为昆虫不育技术带来了崭新革命（Gantz et al.，2015；Alphey，2016）。目前基于基因编辑在害虫种群控制方面的应用，基于CRISPR系统介导的定点敲入与敲除的方法主要有2种，分别是基因驱动（Simoni et al.，2020）和可遗传的CRISPR/Cas9介导的

性别特异性不育基因的应用（Wang et al.，2019；Li et al.，2020；2024）。以冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 为例，遗传调控元件包括对应的启动子、编码Cas9蛋白的序列、编码sgRNA的序列，以及用于突变筛选的荧光蛋白序列（Kyrou et al.，2018；Chae et al.，2020）。前期报道称，冈比亚按蚊体内的 *femaleless*（*fle*）基因通过调节 *doublesex*（*dsx*）和 *fruitless*（*fru*）基因的剪接来控制雌性的性别决定，*fle* 敲除后引起雌性蚊子的X染色体基因转录水平明显上调并导致雌性蚊子特异性死亡，但对雄性没有负面影响（Krzywinska et al.，2021）。Simoni et al.（2020）发现引入 *fle* 和 *dsx* 的基因驱动可导致雌雄比例逐渐失衡，导致冈比亚按蚊种群崩溃。因此，*fle* 和 *dsx* 基因有望成为对人类疟疾主要媒介进行基因控制的靶标基因。

相比于双翅目，在鳞翅目中制约昆虫不育技术应用的主要难点是，基于piggyBac转座系统的转基因技术存在只能识别TTAA序列造成插入随机的问题（钱秋杰等，2014），而化学处理及辐射处理的不育昆虫在野外经过多世代后难以保留下来（徐雪娇等，2019）。基于CRISPR遗传不育技术研究在鳞翅目中尚处于起步阶段，目前已经报道的不育技术成功案例主要是通过对昆虫性别决定通路上的关键基因进行基因编辑获得不育个体（Bi et al.，2022；Xu et al.，2022；Li et al.，2024）。在鳞翅目中，已经鉴定出的可稳定遗传的靶点基因有 *dsx*（Gu et al.，2022）、*Masculinizer*（*Masc*）（Bi et al.，2022）和 *Ovarian serin protease*（*Osp*）（Xu et al.，2020；Zhang et al.，2023）。Xu et al.（2017）在家蚕 *Bombyx mori* 中验证了 *dsx* 功能的重要性，并提出其在昆虫不育技术中的应用潜力，即 *dsx* 诱导的性别特异性不育可用于鳞翅目害虫的防治。在鳞翅目昆虫中关于遗传防控应用早在2011年已有报道，Simmons et al.（2011）研究通过利用转座子系统构建的粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 遗传防控品系OX1138B，将遗传防控品系与实验室饲养的野生品系等比例持续释放到田间，再进行诱捕检测后发现，携带OX1138B性状的粉纹夜蛾比野生品系数量多20%，证明遗传防控品系在田间传播的良好状况。目前，关于鳞翅目昆虫的启动子构建稳定遗传品系的研究也有广泛的报道，包括粉纹夜蛾（Simmons et al.，2011）、草地贪夜蛾（Chen & Palli，2021）、家蚕（Tan et al.，2013）、小菜蛾 *Plutella xylostella*（Xu et al.，2022）以及美国白蛾 *Hyphantria cunea*（Li et al.，2022）。

1.3 *dsx* 基因的功能

dsx 是性别决定通路中高度保守的下游基因，受性别特异性基因的调节形成可变剪接，并参与性别分化（Shukla & Nagaraju，2010）。*dsx* 基因的表达从早期胚胎阶段开始一直持续到成熟期，在昆虫中起着调节第二性征的作用（Robinett et al.，2010；Morrow et al.，2014）。在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 中 *dsx* 首次被鉴定（Baker & Wolfner，1988），并随即被发现可通过产生雌性和雄性的性别特异性剪接体的方式来调节黑腹果蝇的性别差异（Burtis & Baker，1989）。Cho et al.（2007）报道蜜蜂的 *dsx* 同时产生2种剪接形式，表明在完全变态的昆虫进化进程中存在使用不同剪接形式的 *dsx* 来控制性分化的现象。Shukla & Palli（2012）研究认为在赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 中 *dsx* 被性别特异性地剪接成3个雌性和1个雄性异构体，且雌性特异性 *dsx* 的敲除会导致卵母细胞发育受阻、产卵率和孵化率降低。

在玉带凤蝶 *Papilio polytes* 中，*dsx* 基因控制着雌性成虫拟态成其他有毒蝶类的能力，且雄性展示出不同性状的翅斑，验证了 *dsx* 基因在性二态中的性状模仿性（Kunte et al.，2014）。在鞘翅目中，Gotoh et al.（2014）研究发现雌性特异性的 *dsx* 剪接体有助于美他力佛细身赤锹甲 *Cyclomatus metallifer* 雌性下颌骨对保幼激素（juvenile hormone，JH）的不敏感性，且该现象与JH信号通路相关。近期Wang et al.（2022）在丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 上发现了2种雄性特异性 *dsx* 异构体，并证明在不同的雄性发育阶段，沉默 *dsx* 基因不同时长会引起从雄性转变为雌性的形态变化，且 *dsx* 在其幼虫发育过程中调节了生殖器官的生长和分化以及翅型大小。此外研究者将铜绿蝇 *Lucilia cuprina* 的 *Lcdsx* 基因与其他双翅目昆虫的 *dsx* 基因氨基酸序列比对分析时发现，*Lcdsx* 基因性别特异性剪接方式与黑腹果蝇、家蝇 *Musca domestica* 以及南美番石榴实蝇 *Anastrepha bistrigata* 同类基因相似（Ruiz et al.，2007；Concha et al.，2010）。家蝇的 *dsx* 同源物 *Mddsx* 编码的雄性和雌性特异性蛋白异构体结构与果蝇性别特异性异构体一致（Hediger et al.，2004）。家蝇 *dsx* 雌性特异性剪接体在果蝇中的异源表达可以激活果蝇和家蝇雄性的卵黄素基因，而 *dsx* 雄性特异性在果蝇雌性中的表达可以引起后腹壁的雄性色素沉着，这些 *dsx* 性别特异性异构体不仅在结构上保守而且在功能上相似（Hediger et al.，2004）。

1.4 *dsx* 基因在昆虫不育技术上的应用潜力

前期研究证明了 *dsx* 基因在昆虫性别分化过程中的重要性，同时，在昆虫遗传学上对 *dsx* 基因的深

入研究将促使其在性别特异性不育技术上的应用，以实现利用昆虫不育技术对靶标害虫防治的目的（Yang et al.，2021）。对于*dsx*基因的研究主要集中在其功能作用上，Wang et al.（2022）研究发现通过RNA干扰（RNA interference，RNAi）*dsx*会使丽蝇蛹集金小蜂的卵巢分叉，并产生无序的卵巢管。敲除*dsx*导致小菜蛾成虫的外生殖器畸形和卵的孵化率下降（Wang et al.，2019）。在斜纹夜蛾中，成年雄性的突变体显示出较小的精巢，且无法与正常雌性交配繁殖（Du et al.，2019）。CRISPR/Cas9介导的*dsx*基因编辑导致了意大利蜜蜂*Apis melifera*生殖器大小异常，生殖力下降（Roth et al.，2019）。最近对亚洲玉米螟*Ostrinia furnacalis*的研究也验证了*dsx*外显子中共同区域的突变导致了外生殖器的性别特异性缺陷和成虫不育，且调控了翅膀的斑纹和色素水平（Bi et al.，2022）。Gu et al.（2022）研究结果不仅证实了*dsx*在草地贪夜蛾性别分化的可变剪切和保守功能，还发现敲除*dsx*基因后草地贪夜蛾雌性成虫的产卵率以及卵孵化率均大大降低。

*dsx*基因与昆虫不育技术的结合和应用案例多报道于双翅目昆虫（Kyrou et al.，2018；Yadav et al.，2023）。前期报道通过CRISPR/Cas9基因编辑敲除中断了冈比亚按蚊*dsx*等位基因，并利用重组酶介导的盒式交换（recombinase-mediated cassette exchange，RMCE）系统将包含编码红色荧光蛋白（red fluorescent protein，RFP）标记基因、Cas9蛋白及sgRNA的驱动元件导入切口，驱动元件破坏冈比亚按蚊的*dsx*基因雌性特异区域，纯合突变雌性的喙畸形，这致使其无法吸血繁育子代，而雄性突变个体则不受影响（Kyrou et al.，2018）。对室内饲养的冈比亚按蚊野生品系与携带驱动元件的冈比亚按蚊配对后经过7~11代繁衍，其种群密度显著下降（Kyrou et al.，2018）。此外，在斑翅果蝇*Drosophila suzukii*中，由导向*dsx*基因的sgRNA和*DsRed*基因组成的驱动元件被引入到*dsx*基因的雌性特异性外显子中，该外显子是雌性特异性剪接体形成所必需的，该研究以每代持续释放的方式，向室内饲养野生种群以1∶4的比例持续释放携带驱动元件的雄性成虫，在10代以内可以使种群数量得到抑制（Yadav et al.，2023）。2013年，Tan et al.（2013）在家蚕中利用*dsx*基因的雌雄特异性的剪接模式，结合四环素致死系统获得了家蚕雌性致死遗传调控品系；该品系偏向于在卵阶段杀死特定性别的胚胎，而非构建性别特异性不育品系，这一结果有望在生产实践中专用于筛选雄蚕进行饲养。Xu et al.（2022）在小菜蛾中通过转座系统导入包含Cas9蛋白序列和sgRNA序列，成功敲除了*pxkmo*基因，这为后续在其他鳞翅目害虫上引入这一技术奠定了基础。前期在鳞翅目中基于CRISPR/Cas9系统介导的基因驱动技术已有成功案例，然而针对*dsx*基因的驱动尚无应用，亟待进一步探索。

Yadav et al.（2023）同时构建斑翅果蝇雌性与雄性基因驱动品系并进行了室内释放试验，结果显示雌性驱动品系的平均遗传率为58%，雄性驱动的平均遗传率为69%，两者遗传率存在显著差异，这一结果证明了采用由雄性携带雌性不育基因或驱动元件进行种群抑制的效率更高。因雄性可多次交配的生理特性使其在遗传概率上的优势高于雌性（叶奕英和许政拱，1985；谭永安等，2011；向玉勇和杨茂发，2008），因此推测基于雄性的不育技术相对于雌性更具优势。

传统的辐射不育处理往往需要投放8倍乃至20倍以上的处理种群量才能达到与野外种群竞争性结合的目的（杨荣新等，1998；赵钧等，2021）。使用基因驱动遗传防治斑翅果蝇时仅需以1/4比例释放携带不育驱动元件的成虫（Asad et al.，2022；Yadav et al.，2023）。因此，对于传统的辐射或化学不育技术，遗传不育具有种群密度需求量小和投入成本低的优势。

Courtier-Orgogozo et al.（2020）通过驱动风险定量评估方案解释了生态风险所带来的担忧，预测了基因驱动元件污染非靶标物种的概率是存在的，尤其是存在从昆虫向啮齿类及人类转移的风险。为此，研究人员创造了可以被一种位点特异性重组酶Rippase去除的基于CRISPR的驱动元件，这一系统在果蝇中被证实化学物质RU486可以诱导重组酶的合成，同时携带驱动元件的果蝇暴露在RU486中时每代有7%~12%的个体会失去驱动元件，该化学控制系统可以根据生态状况和人类需求为基因驱动效应提供可逆性和安全性（Chae et al.，2020）。以上结果均提示，*dsx*基因可以作为昆虫不育技术应用的一个潜在靶点对包括草地贪夜蛾在内的害虫种群进行有效地控制（Gu et al.，2022）。

2 草地贪夜蛾的生物学特性与防治

草地贪夜蛾经历卵、幼虫、蛹和成虫这4个发育阶段，属于完全变态昆虫，其完成1个世代平均需要45 d左右（牛浩等，2022）。草地贪夜蛾存在性别二

态性，即雌性和雄性在形态上如前翅斑纹和生殖器官方面存在很大差异（Gu et al.，2022）。草地贪夜蛾雌性和雄性都可以进行多次交配，雌性成虫寿命一般为7~21 d，平均1头雌虫总计可产卵1 500粒左右，最多可达2 000粒左右，因此在环境适宜下草地贪夜蛾能够呈现出很强的繁殖能力（Gu et al.，2022）。

目前，草地贪夜蛾的害虫治理策略主要依赖于化学农药防治（Bolzan et al.，2019；Lira et al.，2020；Wu et al.，2021）或使用能够表达苏云金芽胞杆菌*Bacillus thuringiensis*（Bt）晶体毒蛋白的转基因植物进行害虫防治（Van den Berg et al.，2021；Yu et al.，2021），此外基于微生物杀虫剂（朱凯辉等，2024）与天敌生物的防治策略也有应用（黄潮龙等，2022；田彩红等，2022；覃江梅等，2023）。考虑到化学药剂和生物杀虫剂能引起害虫产生抗性，近年来，随着分子生物学、遗传学、生物信息学的不断发展，TALEN和CRISPR等基因编辑技术将通过靶向敲除基因达到降低害虫种群密度的目的（Carvalho et al.，2013；Chandrasena et al.，2018；Gu et al.，2022）。针对性别比定向（Compton & Tu，2022；Ranian et al.，2022；Pollegioni et al.，2023）和雌性致死系统（Tan et al.，2013；Ranian et al.，2022；Yan et al.，2023）实现对雄性不育或雌性致死的精准调控极大促进了昆虫不育技术在鳞翅目害虫防治中的发展，并开启了遗传防治在控制害虫虫口数量应用的先河。草地贪夜蛾是迁飞性害虫，其迁飞路径的分析需跨越较大经纬度，因此草地贪夜蛾的发生与迁移路径的预测预报对解决本地种群迁出或外来种群迁入的问题至关重要（吴秋琳等，2019；陈辉等，2020）。目前我国对于草地贪夜蛾的测报主要利用灯诱和性诱的手段进行成虫数量监测；同时，对诱集的草地贪夜蛾进行解剖，将卵巢长度分为5个级别来判断其在当地暴发或外迁的概率（赵胜园等，2019；姜玉英等，2021；张智等，2021）。研究学者根据历年的气象资料和有效积温对草地贪夜蛾分布进行模拟分析，预测其在我国的迁飞路径和发生趋势，将有助于开展田间防治（严明良等，2008；吴秋琳等，2019）。

3 展望

我国面临草地贪夜蛾不断扩散并持续为害的现状（丁奎婷等，2023），因此有必要制订科学的防治策略。首先，迁飞轨迹预测显示，云南省是东南亚草地贪夜蛾种群迁入我国的必经之路（吴秋琳等，2019），因此可以在边境构建预防害虫侵入的生态屏障，减少侵入虫源（叶辉等，2022），其次，对定殖的草地贪夜蛾则可以对其在国内的发生动态进行监测，同时建立模型模拟其迁飞轨迹和落点，根据草地贪夜蛾降落的时间节点，在其迁飞路径的主要降落点采取不育品系的持续释放或是天敌释放等绿色防控技术进行防治，降低草地贪夜蛾虫口数量（郭安红等，2022）。

绿色防控技术包括基于害虫对光或颜色趋性的物理诱杀、性诱剂诱杀、保护和释放天敌、Bt微生物制剂和植物源农药、农用抗生素、植物诱抗剂等生物制剂应用技术等。相比于化学农药的大量施用导致昆虫抗药性和农药残留等一系列问题，绿色防控技术更为安全环保。目前，昆虫不育技术已是现代化技术发展中害虫绿色防控的重要内容，它具有可持续性、方式多样性、环境友好性和不易产生抗性等诸多优点，已然成为有害生物综合治理的关键一环。开发更多类似于*dsx*基因的雌性致死或者雄性不育特性的靶向基因将为基于遗传调控的昆虫不育技术的发展起到至关重要的作用。

参 考 文 献（References）

Alphey L. 2016. Can CRISPR-Cas9 gene drives curb malaria? Nature Biotechnology, 34(2): 149−150

Asad M, Liu D, Chen J, Yang G. 2022. Applications of gene drive systems for population suppression of insect pests. Bulletin of Entomological Research, 112(6): 724−733

Baker BS, Wolfner MF. 1988. A molecular analysis of *doublesex*, a bifunctional gene that controls both male and female sexual differentiation in *Drosophila melanogaster*. Genes & Development, 2(4): 477−489

Beebe NW, Pagendam D, Trewin BJ, Boomer A, Bradford M, Ford A, Liddington C, Bondarenco A, De Barro PJ, Gilchrist J, et al. 2021. Releasing incompatible males drives strong suppression across populations of wild and *Wolbachia*-carrying *Aedes aegypti* in Australia. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 118(41): e2106828118

Benedict MQ. 2021. Sterile insect technique: lessons from the past. Journal of Medical Entomology, 58(5): 1974−1979

Benedict MQ, Robinson AS. 2003. The first releases of transgenic mosquitoes: an argument for the sterile insect technique. Trends in Parasitology, 19(8): 349−355

Bi HL, Li XW, Xu X, Wang YH, Zhou ST, Huang YP. 2022. *Masculinizer* and *doublesex* as key factors regulate sexual dimorphism in *Ostrinia furnacalis*. Cells, 11(14): 2161

Bolzan A, Padovez FE, Nascimento AR, Kaiser IS, Lira EC, Amaral

FS, Kanno RH, Malaquias JB, Omoto C. 2019. Selection and characterization of the inheritance of resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to chlorantraniliprole and cross-resistance to other diamide insecticides. Pest Management Science, 75(10): 2682−2689

Burtis KC, Baker BSJC. 1989. *Drosophila doublesex* gene controls somatic sexual differentiation by producing alternatively spliced mRNAs encoding related sex-specific polypeptides. Cell, 56(6): 997−1010

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

Chae D, Lee J, Lee N, Park K, Moon SJ, Kim HH. 2020. Chemical controllable gene drive in *Drosophila*. ACS Synthetic Biology, 9(9): 2362−2377

Chandrasena DI, Signorini AM, Abratti G, Storer NP, Olaciregui ML, Alves AP, Pilcher CD. 2018. Characterization of field-evolved resistance to *Bacillus thuringiensis*-derived Cry1F δ-endotoxin in *Spodoptera frugiperda* populations from Argentina. Pest Management Science, 74(3): 746−754

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 (in Chinese) [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]

Chen XE, Palli SR. 2021. Hyperactive *piggyBac* transposase-mediated germline transformation in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Journal of Visualized Experiments, (175): e62714

Cho S, Huang ZY, Zhang JZ. 2007. Sex-specific splicing of the honeybee *doublesex* gene reveals 300 million years of evolution at the bottom of the insect sex-determination pathway. Genetics, 177(3): 1733−1741

Compton A, Tu ZJ. 2022. Natural and engineered sex ratio distortion in insects. Frontiers in Ecology and Evolution, 10: 884159

Concha C, Li F, Scott MJ. 2010. Conservation and sex-specific splicing of the *doublesex* gene in the economically important pest species *Lucilia cuprina*. Journal of Genetics, 89(3): 279−285

Courtier-Orgogozo V, Danchin A, Gouyon PH, Boëte C. 2020. Evaluating the probability of CRISPR-based gene drive contaminating another species. Evolutionary Applications, 13(8): 1888−1905

Ding KT, Du SJ, Yang NW, Liu WX, Guo JY. 2023. Research progress on comprehensive control techniques of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in China. Journal of Biosafety, 32(4): 291−302 (in Chinese) [丁奎婷, 杜素洁, 杨念婉, 刘万学, 郭建洋. 2023. 草地贪夜蛾综合防控技术研究进展. 生物安全学报, 32(4): 291−302]

Du Q, Wen L, Zheng SC, Bi HL, Huang YP, Feng QL, Liu L. 2019. Identification and functional characterization of *doublesex* gene in the testis of *Spodoptera litura*. Insect Science, 26(6): 1000−1010

Dumas P, Legeai F, Lemaitre C, Scaon E, Orsucci M, Labadie K, Gimenez S, Clamens AL, Henri H, Vavre F, et al. 2015. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) host-plant variants: two host strains or two distinct species? Genetica, 143(3): 305−316

Dyck AV, Hendrichs J, Robinson A. 2006. Sterile insect technique: principles and practice in area-wide integrated pest management. Choice Reviews Online, 43(10): 43−5894

Gantz VM, Jasinskiene N, Tatarenkova O, Fazekas A, Macias VM, Bier E, James AA. 2015. Highly efficient Cas9-mediated gene drive for population modification of the malaria vector mosquito *Anopheles stephensi*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 112(49): 6736−6743

Gong JT, Li YJ, Li TP, Liang YK, Hu LC, Zhang DJ, Zhou CY, Yang C, Zhang X, Zha SS, et al. 2020. Stable introduction of plant-virus-inhibiting *Wolbachia* into planthoppers for rice protection. Current Biology, 30(24): 4837−4845

Gotoh H, Miyakawa H, Ishikawa A, Ishikawa Y, Sugime Y, Emlen DJ, Lavine LC, Miura T. 2014. Developmental link between sex and nutrition; *doublesex* regulates sex-specific mandible growth via juvenile hormone signaling in stag beetles. PLoS Genetics, 10(1): e1004098

Gu JW, Wang JY, Bi HL, Li XH, Merchant A, Zhang PR, Zhang Q, Zhou XG. 2022. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of sex-specific *doublesex* splicing variants leads to sterility in *Spodoptera frugiperda*, a global invasive pest. Cells, 11(22): 3557

Guo AH, Wang CZ, Deng HH, Yuan FX, He L, Zhang L. 2022. Atmospheric dynamics analysis and simulation of the migration of fall armyworm. Journal of Applied Meteorological Science, 33(5): 541−554 (in Chinese) [郭安红, 王纯枝, 邓环环, 袁福香, 何亮, 张蕾. 2022. 草地贪夜蛾迁飞大气动力条件分析及过程模拟. 应用气象学报, 33(5): 541−554]

Guo JF, Zhang YJ, Wang ZY. 2022. Research progress in managing the invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in China. Plant Protection, 48(4): 79−87 (in Chinese) [郭井菲, 张永军, 王振营. 2022. 中国应对草地贪夜蛾入侵研究的主要进展. 植物保护, 48(4): 79−87]

Hediger M, Burghardt G, Siegenthaler C, Buser N, Hilfiker-Kleiner D, Dübendorfer A, Bopp D. 2004. Sex determination in *Drosophila melanogaster* and *Musca domestica* converges at the level of the terminal regulator *doublesex*. Development Genes and Evolution, 214(1): 29−42

Hong L, Jia ZX, Zhong QZ, Cheng SD, Qi XW, Cheng ZX, Wan P, Men XY, Liang YY. 2023. The fall armyworm *Spodoptera frugiperda* is found as pest damaging *Sorghum bicolor* in Jiujiang City, Jiangxi Province. Journal of Plant Protection, 50(6): 1651−1652 (in Chinese) [洪霖, 贾志新, 钟秋璘, 程森弟, 漆学伟, 程正新, 万鹏, 门兴元, 梁玉勇. 2023. 江西省九江市发现草地贪夜蛾为害高粱. 植物保护学报, 50(6): 1651−1652]

Huang CL, Guo JF, He KL, Wang ZY. 2022. Biological characteristics and predation ability of adults of ground beetle *Chlaenius bioculatus* against fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. Journal of Plant Protection, 49(5): 1493−1498 (in Chinese) [黄潮龙, 郭井菲, 何康来, 王振营. 2022. 双斑青步甲的生物学特性及其成虫对草地贪

夜蛾的捕食能力. 植物保护学报, 49(5): 1493−1498]

Jiang YY, Liu J, Zeng J, Huang C, Zhang T. 2021.Occurrence of, and damage caused by, major migratory pests and techniques for monitoring and forecasting these in China. Chinese Journal of Applied Entomology, 58(3): 542−551 (in Chinese) [姜玉英, 刘杰, 曾娟, 黄冲, 张涛. 2021. 我国农作物重大迁飞性害虫发生为害及监测预报技术. 应用昆虫学报, 58(3): 542−551]

Knipling EF. 1955. Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. Journal of Economic Entomology, 48(4): 459−462

Krzywinska E, Ferretti L, Li JW, Li JC, Chen CH, Krzywinski J. 2021. Femaleless controls sex determination and dosage compensation pathways in females of *Anopheles* mosquitoes. Current Biology, 31(5): 1084−1091

Kunte K, Zhang W, Tenger-Trolander A, Palmer DH, Martin A, Reed RD., Mullen SP, Kronforst MR. 2014. *Doublesex* is a mimicry supergene. Nature, 507: 229−232

Kyrou K, Hammond AM, Galizi R, Kranjc N, Burt A, Beaghton AK, Nolan T, Crisanti A. 2018. A CRISPR-Cas9 gene drive targeting *doublesex* causes complete population suppression in caged *Anopheles gambiae* mosquitoes. Nature Biotechnology, 36: 1062−1066

Li XW, Liu HH, Bi HL, Wang YH, Xu J, Zhang SF, Zhang Z, Zhang Z, Huang YP. 2024. Masculinizer gene controls sexual differentiation in *Hyphantria cunea*. Insect Science, 31(2): 405−416

Li XW, Liu Q, Bi HL, Wang YH, Xu X, Sun W, Zhang Z, Huang YP. 2022. piggyBac-based transgenic RNAi of *serine protease 2* results in male sterility in *Hyphantria cunea*. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 143: 103726

Li XW, Liu Q, Liu HH, Bi HL, Wang YH, Chen XE, Wu NN, Xu J, Zhang Z, Huang YP, et al. 2020. Mutation of *doublesex* in *Hyphantria cunea* results in sex-specific sterility. Pest Management Science, 76(5): 1673−1682

Li ZQ, Chen K, Yang FY, Huang YP. 2017. Application of genetic regulation technique for invasive pest management. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 32(8): 836−844 (in Chinese) [李芝倩, 陈凯, 杨芳颖, 黄勇平. 2017. 适用于入侵害虫治理的遗传调控技术. 中国科学院院刊, 32(8): 836−844]

Liang FJ, Hu MF, Fan YJ, Teng ZW, Jin J, Shang MQ, Wang SN, Zhou HX. 2022. Application of sterility insect technique to control Tephritidae fruit fly pests. Plant Quarantine, 36(3): 7−11 (in Chinese) [梁福君, 胡梦凡, 范银君, 滕子文, 金静, 商明清, 王圣楠, 周洪旭. 2022. 昆虫不育技术防治实蝇类害虫应用概况. 植物检疫, 36(3): 7−11]

Lira EC, Bolzan A, Nascimento AR, Amaral FS, Kanno RH, Kaiser IS, Omoto C. 2020. Resistance of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to spinetoram: inheritance and cross-resistance to spinosad. Pest Management Science, 76(8): 2674−2680

Meng QQ, Lu YY, Zheng MJ, Zeng L. 2012. Sterile effects of hexamethyl phosphoryl triamide mixed with protein hydrolysate on *Bactrocera dorsalis*. Journal of South China Agricultural University, 33(4): 470−474 (in Chinese) [孟倩倩, 陆永跃, 郑燮筠, 曾玲. 2012. 六磷胺与水解蛋白结合使用对橘小实蝇的不育效果研究. 华南农业大学学报, 33(4): 470−474]

Morrow JL, Riegler M, Frommer M, Shearman DCA. 2014. Expression patterns of sex-determination genes in single male and female embryos of two *Bactrocera* fruit fly species during early development. Insect Molecular Biology, 23(6): 754−767

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

Niu H, Niu T, Wang XP. 2022. Morphological characteristics, development stages and living habits of *Spodoptera frugiperda*. Journal of Agricultural Sciences, 43(1): 19−24 (in Chinese) [牛浩, 牛通, 王新谱. 2022. 草地贪夜蛾的形态特征、发育历期和生活习性. 农业科学研究, 43(1): 19−24]

Pashley DPJE. 1998. Quantitative genetics, development and physiological adaptation in host strains of fall armyworm. Evolution, 42 (1): 93

Pollegioni P, Persampieri T, Minuz RL, Bucci A, Trusso A, Di Martino S, Leo C, Bruttini M, Ciolfi M, Waldvogel AM, et al. 2023. Introgression of a synthetic sex ratio distortion transgene into different genetic backgrounds of *Anopheles coluzzii*. Insect Molecular Biology, 32(1): 56−68

Qian QJ, Che JQ, Ye LP, Zhong BX. 2014. The improvement and application of piggyBac transposon system in mammals. Hereditas (Beijing), 36(10): 965−973 (in Chinese) [钱秋杰, 车家倩, 叶露鹏, 钟伯雄. 2014. piggyBac转座系统的功能改进及在哺乳动物中的应用. 遗传, 36(10): 965−973]

Qin JM, Qin W, Cai XY, Yu YH, Chen HS. 2023. Predation of spider *Oxyopes sertatus* on fall armyworm *Spodoptera frugiperda* larvae. Journal of Plant Protection, 50(4): 1033−1041 (in Chinese) [覃江梅, 覃武, 蔡晓燕, 于永浩, 陈红松. 2023. 斜纹猫蛛对草地贪夜蛾幼虫的捕食作用. 植物保护学报, 50(4): 1033−1041]

Qiu J, Hu CM, Du WT, Yu CJ, Tong JF, Liu Y, Zhang SH. 2019. A preliminary experimental study of X-ray-induced sterility in *Aedes albopictus* pupae. Chinese Journal of Vector Biology and Control, 30 (4): 422−426 (in Chinese) [邱杰, 胡春明, 杜文婷, 余朝举, 童剑飞, 刘阳, 张韶华. 2019. 白纹伊蚊蛹期X射线辐照不育技术的初步实验研究. 中国媒介生物学及控制杂志, 30(4): 422−426]

Ranian K, Kashif Zahoor M, Zulhussnain M, Ahmad A. 2022. CRISPR/Cas9 mediated sex-ratio distortion by sex specific gene editing in *Aedes aegypti*. Saudi Journal of Biological Sciences, 29(4): 3015−3022

Robinett CC, Vaughan AG, Jon-Michael K, Baker BS. 2010. Sex and the single cell, II: there is a time and place for sex. PLoS Biology, 8(5): e1000365

Roth A, Vleurinck C, Netschitailo O, Bauer V, Otte M, Kaftanoglu O, Page RE, Beye M. 2019. A genetic switch for worker nutrition-mediated traits in honeybees. PLoS Biology, 17(3): e3000171

Ruiz MF, Eirín-López JM, Stefani RN, Perondini ALP, Selivon D, Sánchez L. 2007. The gene *doublesex* of *Anastrepha* fruit flies

(Diptera, Tephritidae) and its evolution in insects. Development Genes and Evolution, 217(10): 725−731

Shukla JN, Nagaraju J. 2010. *Doublesex*: a conserved downstream gene controlled by diverse upstream regulators. Journal of Genetics, 89(3): 341−356

Shukla JN, Palli SR. 2012. *Doublesex* target genes in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. Scientific Reports, 2: 948

Simmons GS, McKemey AR, Morrison NI, O'Connell S, Tabashnik BE, Claus J, Fu GL, Tang GL, Sledge M, Walker AS, et al. 2011. Field performance of a genetically engineered strain of pink bollworm. PLoS ONE, 6(9): e24110

Simoni A, Hammond AM, Beaghton AK, Galizi R, Taxiarchi C, Kyrou K, Meacci D, Gribble M, Morselli G, Burt A, et al. 2020. A male-biased sex-distorter gene drive for the human malaria vector *Anopheles gambiae*. Nature Biotechnology, 38: 1054−1060

Tan AJ, Fu GL, Jin L, Guo QH, Li ZQ, Niu BL, Meng ZQ, Morrison NI, Alphey L, Huang YP. 2013. Transgene-based, female-specific lethality system for genetic sexing of the silkworm, *Bombyx mori*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(17): 6766−6770

Tan YA, Zhu SD, Bai LX, Xiao LB. 2011. Mating capability and behavior of *Plutella xylostella*. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 27(4): 746−749 (in Chinese) [谭永安, 祝树德, 柏立新, 肖留斌. 2011. 小菜蛾交配行为及能力的观察. 江苏农业学报, 27(4): 746−749]

Tian CH, Zhang JY, Li GP, Huang JR, Yin XM, Feng HQ. 2022. Biological characteristics of riparian earwig *Labidura riparia* and its predatory capacity against fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. Journal of Plant Protection, 49(5): 1499−1504 (in Chinese) [田彩红, 张俊逸, 李国平, 黄建荣, 尹新明, 封洪强. 2022. 溪岸蠼螋的生物学特性及对草地贪夜蛾的捕食能力. 植物保护学报, 49(5): 1499−1504]

Van den Berg J, Prasanna BM, Midega CAO, Ronald PC, Carrière Y, Tabashnik BE. 2021. Managing fall armyworm in Africa: can Bt maize sustainably improve control? Journal of Economic Entomology, 114(5): 1934−1949

Wang YD, Rensink AH, Fricke U, Riddle MC, Trent C, van de Zande L, Verhulst EC. 2022. *Doublesex* regulates male-specific differentiation during distinct developmental time windows in a parasitoid wasp. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 142: 103724

Wang YH, Chen XE, Liu ZL, Xu J, Li XW, Bi HL, Andongma AA, Niu CY, Huang YP. 2019. Mutation of *doublesex* induces sex-specific sterility of the diamondback moth *Plutella xylostella*. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 112: 103180

Westbrook JK. 2008. Noctuid migration in Texas within the nocturnal aeroecological boundary layer. Integrative and Comparative Biology, 48(1): 99−106

Westbrook JK, Nagoshi RN, Meagher RL, Fleischer SJ, Jairam S. 2016. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. International Journal of Biometeorology, 60(2): 255−267

Wu JYZ, Li XJ, Hou RQ, Zhao KY, Wang YQ, Huang SQ, Cheng DM, Zhang ZX. 2021. Examination of acephate absorption, transport, and accumulation in maize after root irrigation for *Spodoptera frugiperda* control. Environmental Science and Pollution Research, 28(40): 57361−57371

Wu QL, He LM, Shen XJ, Jiang YY, Liu J, Hu G, Wu KM. 2019. Estimation of the potential infestation area of newly-invaded fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in the Yangtze River Valley of China. Insects, 10(9): 298

Wu QL, Jiang YY, Wu KM. 2019. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China. Plant Protection, 45(2): 1−6, 18 (in Chinese) [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 2019. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1−6, 18]

Xi ZY, Khoo CCH, Dobson SL. 2005. *Wolbachia* establishment and invasion in an *Aedes aegypti* laboratory population. Science, 310 (5746): 326−328

Xiang YY, Yang MF. 2008. The mating behavior and ability of the black cutworm moth, *Agrotis ypsilon*. Chinese Bulletin of Entomology, 45(1): 50−53 (in Chinese) [向玉勇, 杨茂发. 2008. 小地老虎的交配行为和能力. 昆虫知识, 45(1): 50−53]

Xu J, Zhan S, Chen SQ, Zeng BS, Li ZQ, James AA, Tan AJ, Huang YP. 2017. Sexually dimorphic traits in the silkworm, *Bombyx mori*, are regulated by *doublesex*. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 80: 42−51

Xu X, Bi HL, Wang YH, Li XW, Xu J, Liu ZL, He L, Li K, Huang YP. 2020. Disruption of the *ovarian serine protease* (*Osp*) gene causes female sterility in *Bombyx mori* and *Spodoptera litura*. Pest Management Science, 76(4): 1245−1255

Xu XJ, Harvey-Samuel T, Siddiqui HA, De Ang JX, Anderson ME, Reitmayer CM, Lovett E, Leftwich PT, You MS, Alphey L. 2022. Toward a CRISPR-Cas9-based gene drive in the diamondback moth *Plutella xylostella*. The CRISPR Journal, 5(2): 224−236

Xu XJ, He WY, Yang J, Chen W, You MS. 2019. Research and applications of genetics-based methods for pest control. Scientia Sinica (Vitae), 49(8): 938−950 (in Chinese) [徐雪娇, 何玮毅, 杨婕, 陈玮, 尤民生. 2019. 害虫遗传防控技术的研究与应用. 中国科学: 生命科学, 49(8): 938−950]

Yadav AK, Butler C, Yamamoto A, Patil AA, Lloyd AL, Scott MJ. 2023. CRISPR/Cas9-based split homing gene drive targeting *doublesex* for population suppression of the global fruit pest *Drosophila suzukii*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 120(25): e2301525120

Yan ML, Miao QL, Bao YX. 2008. Study on immigratory peak forecast of migratory insect based on the atmosphere dynamics theory. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 36(23): 10033−10036, 10038 (in Chinese) [严明良, 缪启龙, 包云轩. 2008. 基于大气动力学理论的迁飞性害虫迁入峰实时预警研究. 安徽农业科学, 36(23): 10033−10036, 10038]

Yan Y, Hosseini B, Scheld AM, Pasham S, Rehling T, Schetelig MF. 2023. Effects of antibiotics on the *in vitro* expression of tetracycline-off constructs and the performance of *Drosophila suzukii* female-killing strains. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 11: 876492

Yang RX, Gu WP, Xia DR, Zhang YJ, Xu JS, Jin YN, Zhang BX. 1998. Release ratio of radiation-sterile wild silkworm and its comprehensive effect on field control. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 12(4): 231−235 (in Chinese) [杨荣新, 顾伟平, 夏大荣, 张严峻, 徐锦松, 金永年, 张宝兴. 1998. 辐射不育野蚕的释放比例及其田间防治的综合效果. 核农学报, 12(4): 231−235]

Yang X, Chen K, Wang YH, Yang DH, Huang YP. 2021. The sex determination cascade in the silkworm. Genes, 12(2): 315

Ye H, Li YP, Feng D, Li CL. 2022. Construction of prevention and control barriers for *Spodoptera frugiperda* in the border areas of Yunnan Province. Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition), 44(5): 1054−1061 (in Chinese) [叶辉, 李永萍, 冯丹, 李春良. 2022. 云南边境地区草地贪夜蛾防控屏障构建. 云南大学学报(自然科学版), 44(5): 1054−1061]

Ye YY, Xu ZG. 1985. Experimental observation on mating blood-sucking and oviposition habits of *Anopheles minimus*. Journal of Guangxi Medical University, 2(2): 5−8 (in Chinese) [叶奕英, 许政拱. 1985. 微小按蚊交配吸血和产卵习性的实验观察. 广西医学院学报, 2(2): 5−8]

Yu H, Yang CJ, Li N, Zhao Y, Chen ZM, Yi SJ, Li ZQ, Adang MJ, Huang GH. 2021. Novel strategies for the biocontrol of noctuid pests (Lepidoptera) based on improving ascovirus infectivity using *Bacillus thuringiensis*. Insect Science, 28(5): 1452−1467

Zeng BS, Xu J, Chen SQ, Tan AJ, Huang YP. 2013. Genetic regulation of insect populations. Scientia Sinica (Vitae), 43(12): 1098−1104 (in Chinese) [曾保胜, 许军, 陈树清, 谭安江, 黄勇平. 2013. 昆虫种群的遗传调控. 中国科学: 生命科学, 43(12): 1098−1104]

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 (in Chinese)[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 D, Zhang WM, Qu LL, Meng W. 2022. Occurrence and control of *Spodoptera frugiperda* on grassland in Liaoning Province. Liaoning Agricultural Sciences, (5): 75−77 (in Chinese) [张丹, 张万民, 屈丽莉, 孟威. 2022. 辽宁省草地贪夜蛾发生与防控. 辽宁农业科学, (5): 75−77]

Zhang PR, Jialaliding Z, Gu JW, Merchant A, Zhang Q, Zhou XG. 2023. Knockout of ovary serine protease leads to ovary deformation and female sterility in the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*. International Journal of Molecular Sciences, 24(22): 16311

Zhang XY. 2019. The sterilizing effect of metepa on *Bactrocera dorsalis* (Hendel). Chinese Journal of Applied Entomology, 56(3): 492−499 (in Chinese) [张小亚. 2019. 不育胺对橘小实蝇的化学不育效果. 应用昆虫学报, 56(3): 492−499]

Zhang Z, Qi JF, Zhang Y, Lin PJ, Zhang YH. 2021. Development of monitoring and forecasting technologies for migratory insect pests and suggestions for their future application. Chinese Journal of Applied Entomology, 58(3): 530−541 (in Chinese) [张智, 祁俊锋, 张瑜, 林培炯, 张云慧. 2021. 迁飞性害虫监测预警技术发展概况与应用展望. 应用昆虫学报, 58(3): 530−541]

Zhao J, Li Q, Wang XF, Xu M, He L, Miao P, Liu DS, Li CJ, Wu KM, Li SJ. 2021. Releasing sterile male adults for control of *Heliothis assulta*. Chinese Tobacco Science, 42(4): 31−35 (in Chinese) [赵钧, 李琦, 王雪芬, 徐敏, 何雷, 苗圃, 刘东升, 李成军, 吴孔明, 李淑君. 2021. 释放辐射不育雄虫防治烟青虫的效果研究. 中国烟草科学, 42(4): 31−35]

Zhao SY, Yang XM, He W, Zhang HW, Jiang YY, Wu KM. 2019. Ovarian development gradation and reproduction potential prediction in *Spodoptera frugiperda*. Plant Protection, 45(6): 28−34 (in Chinese) [赵胜园, 杨现明, 和伟, 张浩文, 姜玉英, 吴孔明. 2019. 草地贪夜蛾卵巢发育分级与繁殖潜力预测方法. 植物保护, 45(6): 28−34]

Zheng XY, Zhang DJ, Li YJ, Yang C, Wu Y, Liang X, Liang YK, Pan XL, Hu LC, Sun Q, et al. 2019. Incompatible and sterile insect techniques combined eliminate mosquitoes. Nature, 572(7767): 56−61

Zhu KH, Jia JJ, Qin S, Tu XB, Ji XC. 2024. Control effect of insect pathogenic fungi combined with biogenic insecticides on the larvae of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. Journal of Plant Protection, 51(1):186−192 (in Chinese) [朱凯辉, 贾静静, 秦双, 涂雄兵, 吉训聪. 2024. 微生物杀虫剂联合施用对草地贪夜蛾幼虫的防治效果. 植物保护学报, 51(1): 186−192]

（责任编辑：王 璇）