

· 研究进展 ·

# 农业害虫生物防治基础研究进展与展望

陈学新\* 冯明光 姜永根 叶恭银 沈志成 刘树生\*

(浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058)

**[摘要]** 本文主要基于国家自然科学基金创新研究群体项目“农业害虫生物防治的基础研究”的研究成果,综述了我国天敌生物资源的发掘与评价、重要生物防治基因资源的发掘与利用、作物—害虫—天敌的多营养层级种间互作机制、农业害虫生物防治新策略等方面的研究进展。

**[关键词]** 天敌;虫生真菌;资源;功能基因;作物—害虫—天敌多营养层互作;农业害虫;生物防治

农业害虫生物防治(biological control)是指利用生物及其产物控制农业害虫的理论和体系,既包括发掘和利用天敌昆虫、病原微生物、植物抗虫性及其相关功能基因资源,也包括开发昆虫行为调节、寄主次生代谢物质、转基因抗虫植物以及生物工程菌剂等现代生物技术。害虫生物防治植根于昆虫系统学、病原学、病理学、生态学、行为学、信息学、生物化学与分子生物学等多学科研究的理论成果,注重生物防治资源的发掘利用,注重植物与昆虫、昆虫与天敌、昆虫与病原物互作规律的认识,注重现代生物技术的发展和利用,是克服化学防治所带来的包括害虫抗药性、天敌等有益生物被杀伤、农产品及环境被污染等副作用,从而支撑现代绿色生态农业可持续发展的基本理论和技术系统。“农业害虫生物防治的基础研究”国家自然科学基金创新研究群体围绕农业害虫生物防治主题,针对蔬菜和水稻作物系统中的主要害虫,深入开展了天敌生物资源的发掘与评价、重要生物防治基因资源的发掘与利用、作物系统中多营养层级种间互作机制、农业害虫生物防治新策略这四个方面的研究,取得了一些重要原创成果。

## 1 天敌生物资源的发掘与评价

### 1.1 入侵害虫的天敌资源调查

寄生蜂是重要的害虫天敌资源,在害虫自然控制中发挥重要的作用。天敌资源的调查和挖掘是目

前国际上对入侵性害虫防治的基本策略。近年来,研究人员对入侵我国的重大农业害虫的天敌进行了系统研究,比如烟粉虱,对其寄生性和捕食性天敌天敌进行了广泛田间调查和采样,鉴定天敌种类 27 种,寄生性优势种类为双斑恩蚜小蜂(*Encarsia bimaculata*)、浅黄恩蚜小蜂(*En. sophia*)、酋长桨角蚜小蜂(*Eretmocerus emiratus*)、甫桥桨角蚜小蜂(*Er. furuhashii*)、海氏桨角蚜小蜂(*Er. hayati*)、黑盾桨角蚜小蜂(*Er. melanoscutus*)、蒙氏桨角蚜小蜂(*Er. mundus*)、刻盾桨角蚜小蜂(*Er. sculpturatus*)等,捕食性天敌有淡色斧瓢虫(*Axinoscymnus cardilobus*)、日本刀角瓢虫(*Serangium japonicum*)等<sup>[1]</sup>。

### 1.2 寄生性天敌基因序列数据库

天敌的分类和鉴定是这一资源挖掘和利用的基础,在传统上需要从事相关天敌类群分类研究的专家承担,所以对于非专业分类的人员来讲,开展天敌资源调查的难度较大。通过获得天敌物种的基因序列数据(目前以线粒体全基因组为分子标记),构建相关的基因序列数据库,为非分类专业工作人员鉴定天敌物种、发现新的寄主和天敌关系等工作提供了技术支撑和便捷方法。至今已获得了 130 余种寄生蜂种类的线粒体全基因组序列,并初步构建了基于线粒体全基因组的膜翅目系统发育关系图谱,分析了寄生蜂适应寄主的进化模式<sup>[2]</sup>;获得了与发育和形态发生相关基因,如 *wingless*、*Dpp* 和 *hedgehog*

收稿日期:2017-05-26;修回日期:2017-08-03

\* 通信作者,Email: xxchen@zju.edu.cn; shshliu@zju.edu.cn

等部分序列数据,并初步阐明了其在寄生蜂系统进化研究中的应用。

## 2 生物防治基因资源的发掘和利用

### 2.1 寄生蜂寄生因子及其基因资源

寄生蜂与寄主之间的互作关系一直受到学术界的关注,热点问题包括寄生蜂如何抑制寄主的免疫反应、如何调控寄主的生长发育,而寄主又如何防御寄生蜂入侵等。已有的研究明确,寄生蜂利用自身携带的因子(如毒液、多 DNA 病毒等)来抑制寄主的免疫反应。在此基础上,我们开展了有关这些免疫抑制因子的性质与功能及其抑制寄主免疫的作用机理的研究。

(1) 寄生蜂毒液及其对寄主生理过程的调节作用

毒液是所有寄生蜂都携带的寄生因子,在产卵时随着寄生蜂卵进入寄主体内后就能立刻发挥对寄主免疫的调控作用。毒液是寄生蜂毒腺细胞分泌并储存于毒囊中的一类混合物,包括酶、小分子活性肽和蛋白质等<sup>[3]</sup>。分析毒液组分及其在寄生过程中的整体效应和单一蛋白的功能是寄生蜂毒液蛋白研究的热点之一。

对蝇类蛹期寄生蜂—蝶蛹金小蜂(*Pteromalus puparum*)和丽蝇蛹集金小蜂(*Nasonia vitripennis*)的研究发现,毒液均能明显下调寄主血细胞与脂肪体中绝大部分与免疫反应、细胞周期与凋亡等功能相关的候选基因的转录水平,抑制作用明显;能下调寄主清道夫受体基因的表达,抑制蛹血细胞的吞噬反应;能下调寄主 C 型凝集素基因的表达,从而降低寄主血淋巴的抗菌和酚氧化酶活性以及血细胞的吞噬与包裹能力<sup>[4-8]</sup>。蛹期寄生蜂能成功寄生寄主的关键是其毒液能够有效调控寄主的免疫等重要生理过程<sup>[9]</sup>。

发现蝶蛹金小蜂和丽蝇蛹集金小蜂毒液蛋白中至少含有 61 个可能具有生物学功能的蛋白组分,其中最为主要的类别为蛋白酶及其抑制剂。Pacifastin 是 trypsin 类丝氨酸蛋白酶的抑制剂,在丽蝇蛹集金小蜂毒液中存在两个 Pacifastin,即 NvPP-1 和 NvPP-2,对寄主家蝇蛹中原酚氧化酶(PPO)激活反应有抑制效果,但不能显著影响寄主血淋巴自身的酚氧化酶(PO)活性。蝶蛹金小蜂的 Pacifastin(PpPI)和 NvPPs 一样对寄主血淋巴 PPO 具有显著抑制效果,而对血淋巴 PO 无显著影响。钙网蛋白(PpCRT)是生物体细胞内质网主要的钙

结合蛋白之一,蝶蛹金小蜂毒液中的 PpCRT 能够通过其表面的 Coiled-coil 结构域与寄生蜂卵表面结合,并能进入寄主血细胞,显著抑制寄主血细胞延展与包裹能力,且该作用存在明显剂量效应<sup>[7]</sup>。serpin 是一类丝氨酸蛋白酶活性调节剂,在蝶蛹金小蜂毒液中分离纯化并鉴定到 1 种能够显著抑制寄主血淋巴黑化反应的毒液 serpin,该蛋白对应的 *serpin* 基因至少具有 15 种可变剪接形式,能抑制寄主血淋巴中的原酚氧化酶激活蛋白 PrPAP1 和血淋巴蛋白 PrHP8<sup>[10]</sup>。

(2) 畸形细胞对寄主免疫的双向调节功能

畸形细胞(teratocyte)是在寄生蜂的胚胎孵化后,由其源于极体、外包胚膜的浆膜依次解离而释放到寄主血腔中的一种特殊细胞,在寄主体内具有为寄生蜂幼蜂提供营养、抑制寄主免疫功能和调节寄主发育进程的作用。我们在测定菜蛾盘绒茧蜂(*Cotesia vestalis*)畸形细胞转录组的基础上,全面研究了其对寄主小菜蛾(*Plutella xylostella*)的免疫调控作用,发现:一方面畸形细胞能分泌蛋白 CvT-TS-VP8、serpin 类似蛋白等,可抑制寄主体液免疫“黑化作用”;另一方面畸形细胞通过自身免疫信号通路(Toll 或 IMD)的激活,为寄主提供功能性抗菌肽,从而提高寄主在寄生后期对各种病原微生物的耐受性。这是首次发现和证明寄生蜂同一寄生因子的免疫调控的双重性<sup>[11]</sup>。

(3) 寄生蜂多 DNA 病毒的全基因组及其功能

寄生蜂多 DNA 病毒(polydnavirus, PDV)是一类特殊的专门与寄生蜂(茧蜂和姬蜂)有互利共生关系的病毒,其基因组具有片段化的特性,生活周期包括分别处在寄生蜂中(第一寄主,病毒粒子仅在寄生蜂卵巢区细胞中复制和包装)和寄生蜂寄主中(第二寄主,功能基因表达和发挥作用)两个阶段<sup>[12]</sup>。按共生寄生蜂,可分成茧蜂病毒(Bracovirus)和姬蜂病毒(Ichnovirus)两个属,其基因组编码的基因家族及其功能由于共生寄生蜂的不同而有种的特异性。由于 PDV 基因组的特殊性和复杂性,目前全世界仅完成 10 种 PDV 基因组的测定,与携带该病毒的寄生蜂类群相比,这仅是冰山一角。通过攻克 PDV 基因组测序和拼接分析上的技术难题,最近菜蛾盘绒茧蜂多 DNA 病毒(*Cotesia vestalis* bracovirus, CvBV)、半闭弯尾姬蜂多 DNA 病毒(*Diadegma semiclausum* ichnovirus, DsIV)和二化螟盘绒茧蜂病毒(*Cotesia chilonis* bracovirus, CchBV)全基因组序列已完成测序。

CvBV 全基因组由大小存在显著差异的 35 个闭合双链 DNA 环组成,总基因组为 540 215 bp,其中最小的为 2.6 kb(环 33)、最大的为 39.2 kb(环 20)(GenBank 登录号为 HQ009524~HQ009558)<sup>[13]</sup>。CvBV 基因组中有 157 个开放阅读框,共编码 13 个已知蛋白家族,包括 33 个 PTPs、6 个 ankyrin、6 个 EPL、2 个 RNase T2、2 个 C-type-Lectin、1 个 Crp-CrV1、1 个 Cyst-rich、9 个 BEN、2 个 Ser-rich、1 个 Duffy、1 个 DNA helicase 和 1 个 Histone,其中 BEN、Ser-rich 和 DNA helicase 蛋白家族首在 PDV 中被发现,DNA helicase 的发现对于揭示在寄主体内 PDV 为什么不复制提供了新的视角。通过对菜蛾盘绒茧蜂假寄生后寄主小菜蛾的 cDNA 表达文库进行筛选,发现在寄生寄主的过程中,4 个 ankyrin、14 个 PTP、6 个 EP、1 个 Duffy like、1 个 Ser-rich、1 个 Crp-CrV1、1 个 C-type-Lectin、2 个 BEN 等已知基因家族成员在后者体内表达,另检测到 16 个在寄主体内表达的新基因。

PDVs 对寄主调控作用的研究热点主要集中在对寄主各类免疫功能的抑制作用,包括对细胞免疫、体液免疫、抗病原微生物和病毒能力的抑制等。通过检测菜蛾盘绒茧蜂寄生前后(主要是菜蛾盘绒茧蜂病毒 CvBV 导入前后),寄主小菜蛾各类神经肽编码基因的转录丰度变化,发现内寄生蜂的寄生及其携带的多 DNA 病毒可以直接调控寄主体内与发育和代谢相关的神经肽编码基因的转录,导致转录丰度的下调或转录启动的延迟。这是有关内寄生物能直接对寄主中枢神经系统信号产生影响作用的首次报道,为寄生蜂—寄主发育同步现象所蕴含的内在机制解析提供了新的途径<sup>[14]</sup>。

#### (4) 寄生蜂携带的其他病毒

寄生蜂和其他昆虫一样,体内往往会携带多种病毒或类病毒(virion-like particles, VLP),它们在寄生蜂成蜂体内或在寄主体内对寄生蜂幼蜂发挥着各种不同的作用和功能。随着高通量测序技术的运用,发现了越来越多的昆虫病毒,仅 RNA 病毒就有 1 445 种,但其中只有 5 种涉及寄生蜂。通过对蝶蛹金小蜂进行转录组测序和分析,发现其体内存在一种新型 RNA 负链单链病毒(PpNSRV-1)。PpNSRV-1 基因组全长为 12230 nt,包含有 5 个线性排列不重叠的开放阅读框。进化分析结果表明,该病毒应属于 Nyamiviridae 科。通过 RNAi 干扰 PpNSRV-1 编码的基因等方法,发现感染该病毒后,蝶蛹金小蜂成虫寿命可显著延长,并且子代雌蜂的

数量明显减少。由此,PpNSRV-1 调控了蝶蛹金小蜂后代种群性比<sup>[15]</sup>。

#### (5) 寄主蜂调控寄主免疫的新方式

对菜粉蝶(*Pieris rapae*)血细胞吞噬作用的观察表明,血细胞可以通过自身合成和分泌 5-羟色胺(5-HT)并作用于细胞表面的 5-HT 受体(5-HT<sub>1B</sub>和 5-HT<sub>2B</sub>)调控细胞吞噬作用。通过对模式生物黑腹果蝇 5-羟色胺受体的敲除突变体实验和血细胞特异性 RNAi 实验,进一步在遗传学上证实,在 5-羟色胺受体缺失或表达下调的情况下,果蝇由于血细胞吞噬能力的降低以致于在被病原菌感染后更加容易死亡;在分子水平上证实,昆虫也与哺乳动物一样可以通过 5-羟色胺来调控神经系统和免疫系统的相互作用;从而发现,昆虫利用血细胞上的神经小分子信号通路来帮助自身对抗病原微生物<sup>[16]</sup>。同时发现了昆虫调控细胞免疫的血细胞表面神经小分子信号通路还包括鱼尼丁及其受体<sup>[17]</sup>、多巴胺及其受体、酪胺及其受体信号通路<sup>[18]</sup>。这些研究结果表明,通过药物特异性地干扰昆虫免疫系统有可能增强生物杀虫剂的效力,对开辟害虫防治新途径有重要的理论指导意义。

硫氧环蛋白(thioredoxin)是一类广泛存在于生物体内的蛋白,在氧化还原反应中作为氢供体还原靶蛋白中的二硫键,对于稳定细胞中酶和蛋白质的活性起到关键作用。在研究小菜蛾硫氧环蛋白过程中发现,硫氧环蛋白不仅有显著的抗氧化能力,还具有一定的促进组织细胞增殖的能力,而寄生蜂通过向寄主体内导入多 DNA 病毒就可以完全抑制该蛋白基因的转录,进而影响寄主体内的抗氧化代谢系统,同时也从一定程度上影响了寄主体内各类细胞的增殖<sup>[19]</sup>。这是寄生蜂寄生(寄生因子)能够通过直接影响寄主抗氧化代谢关键酶含量来间接影响组织细胞增殖的首次报道。

## 2.2 生防真菌基因资源

随着白僵菌、绿僵菌全基因组及小菜蛾等重要害虫基因组的相继破译<sup>[20]</sup>,基于昆虫病原真菌的害虫微生物防治研究已从表观病理学、流行病学、生态学层次深入到真菌与害虫互作的细胞和分子水平。在后基因组时代,调控昆虫病原真菌生物防治潜能形成的遗传与分子机理成为研究热点,包括维系真菌生长发育、抗逆性状及致病力的大量信号蛋白和效应蛋白的基因。这是利用昆虫病原真菌进行害虫生物防治的理论与技术基础。

### (1) 生防真菌遗传操作体系的构建

长期以来,生防真菌的遗传操作缺乏可用的高效抗性标记。这一技术难题近几年被突破,研究人员利用除草剂草丁膦抗性基因 *bar* 和氯嘧磺隆抗性基因 *sur*,成功构建了用于白僵菌、绿僵菌等生防真菌单基因敲除与回补的骨架质粒以及敲除致死型基因活性位点的定点突变质粒,使基因功能的完整解析成为可能<sup>[21-23]</sup>。从球孢白僵菌中发现的脲苷营养缺陷型  $\Delta ura3$ ,被用于无抗性标记的基因敲除,可构建多基因同时敲除的突变株<sup>[24,25]</sup>。应用这些新技术,生防真菌中逾百个生长发育、抗逆、毒力相关信号基因和效应基因的功能得到解析,大大丰富了人们对生防真菌耐夏季高温、抗紫外辐射、抗杀菌剂、耐高渗、抗氧化的基因资源及其调控机理的科学认识。

### (2) 生防真菌调控寄主与环境适应的机制

调控寄主与环境适应性的真菌细胞信号网络十分复杂,包含受分裂素激活的蛋白激酶(MAPK)级联体信号通路及钙调磷酸酶信号通路。通过解析主要 MAPK 信号通路中各个级联激酶的功能与磷酸化信号的传递,证明球孢白僵菌调控胁迫应答的胞壁完整性(CWI)通路和高渗甘油(HOG)通路之间存在功能性重叠或互作。在白僵菌中,构成 HOG 通路的级联体只有一个行使功能的上激酶 Ssk2 级联中激酶 Pbs2 和下激酶 Hog1,与酿酒酵母不同。酿酒酵母的同一级联体有 Ssk2、Ssk22 及 Ste11 三个上激酶而呈 Y 形分支,而 Ste11 只在调控生长发育的 Fus3 级联体中起上激酶的作用<sup>[24]</sup>。在 Ras 大家族小 G 信号蛋白的研究中,GTP 激酶 Ras1 和 Ras2 起分子开关的作用,调控生长产孢、营养利用、多胁迫应答及毒力等一系列性状<sup>[22]</sup>。新发现的 Ras3 定位于质膜上,也在宿主菌产孢、抗氧化、耐高渗、耐高温、抗紫外辐射及寄主侵染等过程中发挥重要作用,其调控作用被证明可能发生在 HOG 信号通路的上游节点<sup>[26]</sup>。小 G 蛋白 Miro 调控线粒体的分布及运动,是 ATP 释放能量和运输金属离子所必需的,因而对白僵菌的生防潜能具有显著作用<sup>[27]</sup>。在白僵菌的钙调信号通路中,组成钙调磷酸酶的 3 个亚基(CnA1、CnA2 及 CnB)及相关转录因子 Crz1 对白僵菌产孢、抗逆性状及毒力的调控作用相当重要,但各有不同<sup>[28]</sup>。6 个 P 型钙离子 ATP 激酶和 5 个钙离子置换器蛋白参与维持细胞内包括钙离子在内的多种离子的平衡,因而也是维持白僵菌正常生长发育、寄主体内外多胁迫应答的重要因子<sup>[29,30]</sup>。

转录因子 PacC 及上游 6 个 Pal 蛋白组成的 Pal 信号通路调节白僵菌细胞内外的 pH 平衡,因而是其营养生长、产孢、高渗敏感性及毒力的重要调控因子<sup>[31]</sup>。Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> 逆向转运蛋白 Nhx1 不仅参与调节液泡内 pH 平衡和液泡形态,还是白僵菌在昆虫体外或体内无性循环所必不可少的<sup>[32]</sup>。液泡 ATP 激酶亚基 H(VmaH)也是维持细胞内外 pH 稳态的重要因子,因而对白僵菌生长、产孢、毒力及抗逆力等生防潜能相关性状具有显著的作用<sup>[33]</sup>。此外,调控细胞质分裂的磷酸化激酶 Cdc14 被证明是白僵菌无性发育和多胁迫应答的信号枢纽,核激酶 Wee1 和磷酸化酶 Cdc25 通过平衡细胞周期必要激酶 Cdk1 的活性(即其磷酸化和非磷酸化水平)而调节细胞周期循环及生防潜能相关的多种表型<sup>[34]</sup>。白僵菌组氨酸激酶 VIII(HK8/Phy)通过感受红光、红外光与光周期而调控分生孢子产量<sup>[35]</sup>。腺苷酸环化酶(AC)作为 cAMP 信号通路中的关键元件对不同宿主菌生防潜能的贡献大小及方式是不同的<sup>[36]</sup>。

各条信号通路下游存在若干转录因子,可启动效应基因的表达而行使功能。球孢白僵菌的抗氧化酶系复杂多样,目前已得到较为系统的研究,包括超氧化物歧化酶系(SOD)<sup>[37]</sup>、过氧化氢酶系(CAT)<sup>[38]</sup>、硫氧还蛋白氧化还原酶系(TRX-TRR)<sup>[39,40]</sup>及谷氧还蛋白—谷胱甘肽氧化还原酶系(GRX-GLR)<sup>[41]</sup>的几乎所有成员,揭示了各酶系成员的主要功能、酶系内及酶系间存在的互作,以及抗氧化活性与宿主菌生长发育、耐高温、抗紫外辐射及毒力之间的关系。调控海藻糖和甘露醇合成的代谢酶系关系到细胞内抗逆小分子物质的积累水平,因而参与维持白僵菌的抗逆性状和毒力<sup>[36,42]</sup>。热激蛋白 Hsp40 家族成员 Mas5 和 Mtj1 参与若干表型基因的转录和后转录调控,是白僵菌昆虫寄主及其复杂多样环境所必需的,其缺失导致无性循环严重受阻,抗胁迫能力大幅削弱<sup>[43,44]</sup>。生防真菌有数量庞大的转运蛋白,其中的 ATP 结合盒(ABC)转运蛋白是维持其对常用杀菌剂抗性的主要因子<sup>[45]</sup>。糖基化磷酸酰肌醇(GPI)锚定蛋白 Ecm33 对不同宿主菌生防潜能的贡献大小及方式大相径庭<sup>[46]</sup>。PMT 家族甘露糖转移酶(Pmt1/2/3)协同调节白僵菌的毒力与环境适应性,在白僵菌生防潜能的维持中发挥着不可替代的重要作用,但 Ktr 家族甘露糖转移酶 Ktr4 和 Kre2 对生防潜能的贡献远大于 Ktr1<sup>[47]</sup>。

## 3 作物—害虫—天敌/病毒的多营养层及种间互作机制

植物在遭受植食性昆虫为害时,不仅能产生引

起植食性昆虫种群适合度下降的直接抗虫性,而且还能产生增强植食性昆虫天敌作用的间接抗虫性。在诱导抗虫性产生的初始阶段,阐明植物如何识别植食性昆虫、植物识别植食性昆虫危害后又是如何激活信号转导途径的等科学问题是近年来该领域的研究前沿,因为这些奥秘的破解可大大深化有关植物介导的多营养层及种间互作机制的了解,为改善作物害虫生物防治提供重要的理论与技术指导<sup>[48]</sup>。

### 3.1 水稻—害虫—天敌多重营养层互作关系

以水稻—害虫—天敌为研究系统,我们对植物诱导抗虫的化学与分子机理做了较系统的研究,取得了一些重要的原创性成果。首先,明确了水稻磷脂酶基因 *OsPLD $\alpha$ 4/ $\alpha$ 5*、*OsERF3* 和 *OsNPR1* 等在调控水稻防御反应中的重要作用。*OsPLD $\alpha$ 4/ $\alpha$ 5* 编码 2 个水稻磷脂合成酶,通过正向调控虫害诱导的亚麻酸、茉莉酸(JA)、绿叶性气味(GLVs)和乙烯的生物合成,以及防御化合物胰蛋白酶抑制剂(TPIs)和挥发物的含量,影响水稻对二化螟和褐飞虱的抗性以及水稻对二化螟绒茧蜂的引诱作用<sup>[49]</sup>。*OsERF3* 是水稻诱导防御反应上游的重要调控因子,也是水稻应答不同害虫并产生适应性防御反应的一个切换开关,能够正调控水稻中与防御相关的 2 个 MAPKs 和 2 个 WRKYs 的转录水平,还能正调控 JA、SA、乙烯的生物合成和 TrypPIs 的含量,以及水稻对二化螟的抗性;相反,*OsERF3* 通过抑制  $H_2O_2$  负调控水稻对褐飞虱的抗性<sup>[50]</sup>。*OsNPR1* 是一个早期响应因子,其转录水平受二化螟、稻纵卷叶螟为害以及机械损伤的诱导;*OsNPR1* 通过调控茉莉酸与乙烯信号途径的适度激活,使水稻产生适当的防御反应<sup>[51]</sup>。其次,揭示了 2 种萜类化合物在水稻防御褐飞虱中发挥的重要作用。其中,虫害诱导释放的水稻挥发物芳樟醇能引诱寄生性与捕食性天敌以及咀嚼式口器的害虫,但却驱避褐飞虱;而组成型释放的挥发物  $\beta$ -石竹烯则对褐飞虱及其卵期天敌稻虱缨小蜂均具有引诱作用。田间试验表明,缺少  $\beta$ -石竹烯的水稻突变体能使褐飞虱数量减少,稻虱缨小蜂对褐飞虱卵的寄生率降低,蜘蛛数量也减少;而缺少芳樟醇的突变体会使褐飞虱数量增加,但也会使稻虱缨小蜂对褐飞虱卵的寄生率以及田间蜘蛛和稻纵卷叶螟的种群密度降低。这些发现也充分显示了利用植物挥发物防控害虫的潜力。

### 3.2 植物—烟粉虱—双生病毒的种间互作关系

农业害虫和植物病毒往往会协同对植物发生危害,比较典型的代表就是入侵型烟粉虱及其所传播

的双生病毒。除了使用化学农药杀灭烟粉虱,或通过色板诱杀和防虫网阻隔减少烟粉虱传毒,目前控制烟粉虱和双生病毒危害的有效手段还很少。随着入侵型抗药性烟粉虱在世界范围的不断扩散,这些防治手段的弊端和局限性也越来越明显。在双生病毒—植物—烟粉虱共进化的过程中,三者形成了复杂的互作关系。一方面,烟粉虱取食会诱导植物的防御反应,影响后续双生病毒对植物的侵染;另一方面,病毒侵染也会改变寄主植物的生理状态,进而影响烟粉虱在带毒植物上的生物学特性。这种植物介导的介体昆虫与植物病毒之间的互作对植物病毒病和害虫的暴发和流行有着显著的影响<sup>[52]</sup>。深入了解这三类物种之间的互作,可有效提升人类对作物病毒病发生预警和生物防控的水平,减少双生病毒的危害。

以入侵我国的 B 烟粉虱—中国番茄黄化曲叶病毒—烟草组合为试验材料,综合应用组学、化学分析、转基因、生态学等研究方法,探讨媒介昆虫与植物病毒通过寄主植物介导形成互惠关系的生理和分子机制。结果表明,烟粉虱本身取食植物可诱导植物中与萜类物质代谢和合成相关基因的表达水平上调,增加萜类物质的代谢和释放,从而提高植物对烟粉虱的抗性。然而,病毒与其卫星 DNA 共同侵染则抑制了植物中与茉莉酸代谢和合成、萜类物质代谢和合成相关基因的表达,使植物中茉莉酸的滴度降低,萜类物质的挥发量减少;植物中茉莉酸滴度的下降、萜类物质挥发量的减少使得烟粉虱的存活力和生殖力提高。通过基因过表达和沉默试验证明,由病毒卫星编码的致病蛋白  $\beta$ C1 启动了病毒对植物中茉莉酸代谢相关抗性的抑制,病毒侵染抑制了植物中萜类物质的合成,进而促成了这种通过寄主植物介导的烟粉虱—双生病毒之间的互利共生<sup>[52-54]</sup>。

另外,双生病毒卫星编码的致病蛋白 c1 或病毒编码的致病蛋白 BV1 启动了病毒对茉莉酸代谢相关抗性的抑制,从而表明这种通过寄主植物介导的媒介昆虫—植物病毒之间的互惠关系具有一定普适性。更重要的是,证明了在本氏烟和拟南芥中,两种基因组结构完全不同的病毒都是直接作用于茉莉酸代谢途径下游的一个关键转录因子 MYC2,进而抑制萜类化合物的合成,从而证明 MYC2 是植物体内一个较为保守的病毒作用靶标<sup>[54]</sup>。同时应用刺吸电位图谱技术,发现病毒本身对烟粉虱取食不利,但是携带病毒的烟粉虱在感病植物上取食,其分泌唾液和取食的效率显著提高,而且这种有利作用显著

超越了病毒本身对烟粉虱取食的不利作用,从而揭示了寄主植物介导的媒介昆虫—植物病毒之间互惠关系的行为机制<sup>[55]</sup>。

目前一般认为,当害虫和病毒发生在一种植物上时,会加剧病虫对植物的危害。但研究发现,烟粉虱取食能够激活植物的水杨酸信号通路,促进胼胝质在胞间连丝的积累,阻碍双生病毒在细胞间的运动,增强植物的抗病能力,降低后续烟粉虱的传毒效率。非媒介昆虫棉铃虫取食激活植物的茉莉酸信号通路,增强植物对烟粉虱的驱避能力,进而降低后续烟粉虱的传毒概率及效率。经外源茉莉酸或水杨酸处理的、转 NahG 基因烟草上的病毒接种实验表明,水杨酸正调控植物的抗病毒反应,茉莉酸对双生病毒的扩散有一定的促进作用<sup>[56]</sup>。上述有关植物—昆虫—病毒这三类生物之间互作关系的揭示,不仅将触发人们对目前病毒病防控策略和方法的反思,而且将为应用生物技术发展防控媒介昆虫和植物病毒病危害的新方法提供科学基础。

## 4 农业害虫生物防治的新策略与新技术

### 4.1 蔬菜作物系统中害虫生物防治的新策略与新技术

针对蔬菜作物系统,我们在研究和梳理我国主要蔬菜害虫天敌资源、阐明多种优势天敌昆虫发生规律的基础上,提出蔬菜害虫生物防治的新策略和新技术,并取得重要进展;提出在作物系统水平上全面考虑蔬菜整个生长期和多种天敌控制主要害虫作用的新策略;创建蔬菜害虫天敌协同促增技术。通过作物套种、作物布局、植物天敌支持系统(蜜源植物、储蓄植物、诱集植物、库源植物等功能植物)的利用和协调,配合适时人工释放天敌、诱捕、减量施药等技术,为天敌在不同蔬菜地间转移、存储和增殖创造有利条件,为天敌昆虫提供食物、补充寄主或营养,提供合适的栖境、越冬场所或产卵场所等,创造适宜天敌生存和繁衍的条件,发挥控害效能。集成创新了以有效发挥天敌控害作用为核心的害虫天敌协同促增技术体系,并在北京、山东、浙江、上海、广东等国内蔬菜主产区示范推广。实践证明,该体系操作性强,适应性广,可有效发挥寄生蜂等天敌的控害作用,控害效果达 85% 以上,可减少农药使用量 50% 以上,有力地促进了蔬菜产品安全和出口创汇<sup>[57]</sup>。

### 4.2 水稻作物系统中害虫生物防治的新策略与新技术

开发利用调控生物种间关系的生态功能分子,

是发展作物害虫绿色防控技术的一条重要途径。迄今为止,国内外已在植物—害虫—天敌系统中分离与鉴定了一批影响生物种内种间关系的生态功能分子,并且一些生态功能分子已在控制害虫危害中发挥了作用。通过化学、遗传学方法筛选并鉴定了多种水稻抗虫性调控剂。其中,2,4-D 能诱导水稻茉莉酸与乙烯的生物合成,最终导致水稻挥发物释放量增加,并对褐飞虱及其卵期天敌产生引诱作用。田间试验表明,在水稻上喷施 2,4-D,不仅能提高稻虱缨小蜂对褐飞虱卵的寄生率,而且能对褐飞虱成虫数量产生引诱作用并使其在处理稻株上的产卵量增加,说明使用 2,4-D 可以使水稻作为褐飞虱的死亡“诱捕器”,为褐飞虱的生态调控开辟新途径<sup>[58]</sup>。

发掘植物抗性基因,培育抗性品种是有效控制植食性害虫为害的重要措施之一,也是我国作物害虫可持续治理的迫切需求。利用多年来克隆鉴定的 8 个水稻抗虫基因和转基因技术培育了 16 个转基因水稻品系,经农业部批准在浙江大学长兴实验站开展了连续 2 年的田间中间试验,获得了对稻飞虱具有显著效果的抗性品系 8 份(来自 4 个基因),为抗性品种培育提供了基因资源。这些新策略新技术,为改善水稻害虫的生物防治打下了坚实基础。

### 4.3 转基因抗虫玉米和水稻新品种的培育

表达 Bt 杀虫蛋白质的抗虫农作物已经在世界许多国家获得大规模推广应用。研究和推广转基因抗虫玉米是我国的农业重大战略目标。国务院“十三五”国家科技创新规划明确计划在“十三五”期间推进抗虫玉米的产业化。因此,研发我国具有知识产权的抗虫转基因玉米十分迫切。在以往 Bt 杀虫蛋白质研究的基础上,开展了转基因抗虫玉米的研发和抗虫玉米新品种的培育工作。

近几年,先后研发了多种转 *Bt* 基因抗虫玉米,其中抗虫玉米“双抗 12-5”是一个比较成熟的抗虫转基因玉米转化体,其特点是同时采用了 2 个 Bt 杀虫蛋白质, *Cry1Ab* 和 *Cry2Aj*。大量试验表明,“双抗 12-5”不仅对玉米上主要鳞翅目害虫具有高度抗性,而且对 *Cry1* 的抗性害虫同样高效。目前“双抗 12-5”已经完成了 2 个年度的大田生产性试验、环境安全评价和食品安全评价。2016 年向国家申报了转基因农作物安全证书。同时,已经与我国 10 家玉米种子骨干企业开始了新品种培育的研究,“双抗 12-5”在“十三五”期间有望获得产业化。此外,还开展了一系列转基因抗虫水稻的培育工作,其中“G6H1”应用了一种新型的融合 *Bt* 杀虫基因,其由

*Cry1Ab* 和独立发掘的 *Vip3H* 融合而成。由于这两个基因编码的杀虫蛋白质的杀虫机理不同, 因此它们的融合基因可以有效地降低和减缓水稻害虫抗性的发生。试验表明, 这个融合蛋白质对具有 *Cry1Ab* 抗性的害虫具有高效杀虫能力。目前这种抗虫转基因水稻已完成了大田生产性试验, 并且基本完成了环境安全评价和食品安全评价。

## 5 总结和展望

农业害虫生物防治基础研究所涉及的范围广, 面临的挑战众多。近年来, 我们重点围绕寄生性天敌的种类、天敌携带寄生因子基本特性、生防真菌的逆境应答相关基因及其功能、植物诱导抗虫性调控防御信号物质传导和加工、媒介昆虫与携带病毒之间的互作关系等, 开展了系列研究, 已经取得了一批处于该领域国际学术前沿的研究进展。

从未来农业害虫生物防治的发展趋势及前沿基础研究来看, 今后主要拟将从两个方面开展进一步的研究工作, 即围绕寄生蜂、昆虫病原真菌等天敌基因资源的发掘和利用、作物—害虫—天敌多营养层及种间互作机制两方面, 加强如下几个内容的基础性创新研究: 第一, 深入研究寄生蜂免疫抑制因子的性质与功能, 深度剖析它们对寄主免疫调控的作用机理, 开展调控寄主发育进程的研究。第二, 深入发掘昆虫病原真菌与侵染、抗逆相关的基因资源, 重点研究各类胁迫响应的分子遗传和细胞生物学机制, 针对生防真菌胁迫响应的细胞信号网络, 应用磷酸化、乙酰化的蛋白修饰组学手段, 研究揭示主要信号通路的保守性、特殊性及其调控效应基因表达的规律, 以深化生防真菌尤其是球孢白僵菌对复杂多样环境适应能力的认识。此外, 近两年菌虫互作转录组、蛋白组、磷酸化组及乙酰化组的分析, 已揭示了白僵菌中存在着高比例的假定蛋白。这些假定蛋白具有功能未知结构域或根本缺乏可辨识的结构域以及独特的后修饰模体, 其中可能不乏与昆虫侵染密切关联的毒力因子, 其生物学功能和表达调控机理的解析颇具挑战性, 因而值得格外关注。第三, 深入研究水稻诱导抗虫反应的信号加工过程和化学效应分子的作用机理, 深度剖析水稻诱导抗虫反应产生的早期事件以及害虫克服水稻防御反应的分子基础, 研究开发基于行为调控及抗虫作物的害虫防治新技术; 研究烟粉虱传播双生病毒的关键因子, 深入阐明病毒和烟粉虱互惠共生互作的分子机制及其如何通过植物的防御反应中激素和次生代谢物质的

影响来改变作物对病毒和粉虱的适合度, 深度剖析三者互作对媒介昆虫种群增长、双生病毒病流行规律的影响过程及其机理, 为发展安全、高效的双生病毒病防控技术体系提供必要的科学基础。第四, 基于上述基础和应用基础研究, 研发水稻、蔬菜等作物系统中的害虫生物防治的新策略与新技术。这些研究将有力促进我国农业害虫生物防治水平的持续提升, 增强我国农业害虫生物防治的学术水平、创新能力和国际影响力。

**致谢** 感谢浙江大学昆虫研究所时敏、王晓伟、刘银泉、方琦、吕静在本文写作过程中给予的帮助和支持。感谢国家自然科学基金项目的资助(项目批准号:31021003、31321063)。

## 参 考 文 献

- [1] Wu Q, Huangfu WG, Gao MQ, et al. Newly recorded species of *Eretmocerus* parasitizing the whitefly *Bemisia tabaci* in China. *Entomotaxonomia*, 2009, 31(4): 310—314.
- [2] Li Q, Wei SJ, Tang P, et al. Multiple lines of evidence from mitochondrial genomes resolve phylogenetic relationships of parasitic wasps in Braconidae. *Genome Biol Evol*, 2016, 8(9): 2651—2662.
- [3] Zhao W, Shi M, Ye XQ et al. Comparative transcriptome analysis of venom glands from *Cotesia vestalis* and *Diadromus collaris*, two endoparasitoids of the host *Plutella xylostella*. *Sci Rep*, 2017, 7: 1298.
- [4] Fang Q, Wang L, Zhu YK, et al. *Pteromalus puparum* venom impairs host cellular immune responses by decreasing expression of its scavenger receptor gene. *Insect Biochem Molec*, 2011, 41: 852—862.
- [5] Zhang QQ, Huang J, Zhu JY, et al. Parasitism of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) by the endoparasitic wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae): Effects of parasitism on differential hemocyte counts, micro- and ultra-structures of host hemocytes. *Insect Sci*, 2012, 19: 485—497.
- [6] Wang L, Fang Q, Zhu JY, et al. Molecular cloning and functional study of calreticulin from a lepidopteran pest, *Pieris rapae*. *Dev Comp Immunol*, 2012, 38: 55—65.
- [7] Wang L, Fang Q, Qian C, et al. Inhibition of host cell encapsulation through inhibiting immune gene expression by the parasitic wasp venom calreticulin. *Insect Biochem Molec*, 2013, 43: 936—946.
- [8] Fang Q, Wang BB, Ye XH, et al. Venom of parasitoid *Pteromalus puparum* impairs host humoral antimicrobial activity by decreasing host cecropin and lysozyme gene expression. *Toxins*, 2016, 8(2): 52.
- [9] Qian C, Liu Y, Fang Q, et al. Venom of the ectoparasitoid, *Nasonia vitripennis*, influences gene expression in *Musca domestica*. *Arch Insect Biochem*, 2013, 83: 211—231.
- [10] Yan ZC, Fang Q, Liu Y, et al. A venom serpin splicing isoform of the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* suppresses host prophenoloxidase cascade by forming complexes with host hemolymph proteinases. *J Biol Chem*, 2017, 292(3): 1038—1051.

- [11] Gao F, Gu QJ, Pan J, et al. *Cotesia vestalis* teratocytes express a diversity of genes and exhibit novel immune functions in parasitism. *Sci Rep*, 2016, 6: 26967.
- [12] 叶熹骞, 时敏, 陈学新. 寄生蜂携带的多 DNA 病毒的起源及其特性. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44: 342—350.
- [13] Chen YF, Gao F, Ye XQ, et al. Deep sequencing of *Cotesia vestalis* bracovirus reveals the complexity of a polydnavirus genome. *Virology*, 2011, 414(1): 42—50.
- [14] Shi M, Dong S, Li MT, et al. The endoparasitoid, *Cotesia vestalis*, regulates host physiology by reprogramming the neuropeptide transcriptional network. *Sci Rep*, 2015, 5: 8173.
- [15] Wang F, Fang Q, Wang BB, et al. A novel negative-stranded RNA virus mediates sex ratio in its parasitoid host. *PLoS Pathog*, 2017, 13(3): e1006201.
- [16] Qi YX, Huang J, Li MQ, et al. Serotonin modulates insect hemocyte phagocytosis via two different serotonin receptors. *Elife*, 2016, 5: e12241.
- [17] Wu SF, Wang F, Huang J, et al. Molecular and cellular analyses of a ryanodine receptor from hemocytes of *Pieris rapae*. *Dev Comp Immunol*, 2013, 41: 1—10.
- [18] Wu SF, Xu G, Ye GY. Characterization of a tyramine receptor type 2 from hemocytes of rice stem borer, *Chilo suppressalis*. *J Insect Physiol*, 2015b, 75: 39—46.
- [19] Shi M, Zhao S, Wang ZH, et al. *Cotesia vestalis* parasitization suppresses expression of a *Plutella xylostella* thioredoxin. *Insect Mol Biol*, 2016, 25(6): 679—688.
- [20] Gao Q, Jin K, Ying SH, et al. Genome sequencing and comparative transcriptomics of the model entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *M. acridum*. *PLoS Genet*, 2011, 7: e1001264.
- [21] Wang ZL, Lu JD, Feng MG. Primary roles of two dehydrogenases in the mannitol metabolism and multi-stress tolerance of entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Environ Microbiol*, 2012, 14: 2139—2150.
- [22] Xie XQ, Guan Y, Ying SH, et al. Differentiated functions of Ras1 and Ras2 proteins in regulating the germination, growth, conidiation, multi-stress tolerance and virulence of *Beauveria bassiana*. *Environ Microbiol*, 2013, 15: 447—462.
- [23] Zhou G, Wang J, Qiu L, et al. A Group III histidine kinase (mhk1) upstream of high-osmolarity glycerol pathway regulates sporulation, multi-stress tolerance and virulence of *Metarhizium robertsii*, a fungal entomopathogen. *Environ Microbiol*, 2012, 14: 817—829.
- [24] Liu J, Wang ZK, Sun HH, et al. Characterization of the Hog1 MAPK pathway in the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Environ Microbiol*, 2017, 19: 1808—1821.
- [25] Zhang LB, Tang L, Ying SH, et al. Two eisosome proteins play opposite roles in autophagic control and sustain cell integrity, function and pathogenicity in *Beauveria bassiana*. *Environ Microbiol*, 2017, 19: 2037—2052.
- [26] Guan Y, Wang DY, Ying SH, et al. A novel RasGTPase (Ras3) regulates conidiation, multi-stress tolerance and virulence by acting upstream of Hog1 signaling pathway in *Beauveria bassiana*. *Fungal Genet Biol*, 2015, 82: 85—94.
- [27] Guan Y, Wang DY, Ying SH, et al. Mito GTPase controls mitochondrial behavior affecting stress tolerance and virulence of a fungal insect pathogen. *Fungal Genet Biol*, 2016, 93: 1—9.
- [28] Li F, Wang ZL, Zhang LB, et al. The role of three calcineurin subunits and a related transcription factor (Crz1) in conidiation, multistress tolerance and virulence of *Beauveria bassiana*. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2015, 99: 827—840.
- [29] Wang J, Zhou G, Ying SH, et al. P-type calcium ATPase functions as a core regulator of *Beauveria bassiana* growth, conidiation and responses to multiple stressful stimuli through cross-talk with signaling networks. *Environ Microbiol*, 2013, 15: 967—979.
- [30] Hu Y, Wang J, Ying SH, et al. Five vacuolar Ca<sup>2+</sup> exchangers play different roles in calcineurin-dependent Ca<sup>2+</sup>/Mn<sup>2+</sup> tolerance, multistress responses and virulence of a filamentous entomopathogen. *Fungal Genet Biol*, 2014, 73: 12—19.
- [31] Zhu J, Ying SH, Feng MG. The Pal pathway required for ambient pH adaptation regulates growth, conidiation and osmotolerance of *Beauveria bassiana* in a pH-dependent manner. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2016, 100: 442—4433.
- [32] Zhu J, Ying SH, Feng MG. The Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter Nhx1 controls vacuolar fusion indispensable for the life cycle *in vitro* and *in vivo* of a fungal insect pathogen. *Environ Microbiol*, 2016, 18: 3884—3895.
- [33] Zhu J, Sun HH, Ying SH, et al. Effect of vacuolar ATPase subunit H (VmaH) on cellular pH, asexual cycle, stress tolerance and virulence in *Beauveria bassiana*. *Fungal Genet Biol*, 2017, 98: 52—60.
- [34] Qiu L, Wang JJ, Ying SH, et al. Wee1 and Cdc25 control morphogenesis, virulence and multistress tolerance of *Beauveria bassiana* by balancing cell cycle-required cyclin-dependent kinase 1 activity. *Environ Microbiol*, 2015, 17: 1119—1133.
- [35] Qiu L, Wang JJ, Chu ZJ, et al. Phytochrome controls conidiation in response to red/far-red light and daylight length and regulates multi-stress tolerance in *Beauveria bassiana*. *Environ Microbiol*, 2014, 16: 2316—2328.
- [36] Wang J, Zhou G, Ying SH, et al. Adenylate cyclase orthologues in two filamentous entomopathogens contribute differentially to growth, conidiation, pathogenicity and multi-stress responses. *Fungal Biol*, 2014, 118: 422—431.
- [37] Li F, Shi HQ, Ying SH, et al. Distinct contributions of one Fe- and two Cu/Zn-cofactored superoxide dismutases to antioxidant, UV tolerance and virulence of *Beauveria bassiana*. *Fungal Genet Biol*, 2015, 81: 160—171.
- [38] Wang ZL, Zhang LB, Ying SH, et al. Catalases play differentiated roles in the adaptation of a fungal entomopathogen to environmental stresses. *Environ Microbiol*, 2013, 15: 409—418.
- [39] Zhang LB, Tang L, Ying SH, et al. Subcellular localization of six thioredoxins and their antioxidant activity and contributions to biological control potential in *Beauveria bassiana*. *Fungal Genet Biol*, 2015, 76: 1—9.
- [40] Zhang LB, Tang L, Ying SH, et al. Distinct roles of cytoplasmic thioredoxin reductases Trr1 and Trr2 in the redox system involving cysteine synthesis and host infection of a fungal insect pathogen. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2016, 100: 10363—10374.
- [41] Zhang LB, Tang L, Ying SH, et al. Regulatory roles of glutathione reductase and four glutaredoxins in glutathione redox, antioxidant activity and iron homeostasis of *Beauveria bassiana*. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2016, 100: 5907—5917.

- [42] Wang JJ, Cai Q, Qiu L, et al. Additive roles of two TPS genes in trehalose synthesis, conidiation, multiple stress responses and host infection of a fungal insect pathogen. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2017, 101: 3637—3651.
- [43] Wang J, Ying SH, Hu Y, et al. Mas5, a homologue of bacterial DnaJ, is indispensable for the host infection and environmental adaptation of a filamentous fungal insect pathogen. *Environ Microbiol*, 2016, 18: 1037—1047.
- [44] Wang J, Ying SH, Hu Y, et al. Vital role for the J-domain protein Mdj1 in asexual development, multiple stress tolerance and virulence of *Beauveria bassiana*. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2017, 101: 185—195.
- [45] Song TT, Ying SH, Feng MG. High resistance of *Isaria fumosorosea* to carbendazim arises from the overexpression of an ABC transporter (ifT1) rather than tubulin mutation. *J Appl Microbiol*, 2012, 112: 175—184.
- [46] Chen Y, Zhu J, Ying SH, et al. The GPI-anchored protein Ecm33 is vital for conidiation, cell wall integrity and multi-stress tolerance of two filamentous entomopathogens but not for virulence. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2014, 98: 5517—5529.
- [47] Wang JJ, Qiu L, Cai Q, et al. Three  $\alpha$ -1,2-mannosyltransferases contribute differentially to conidiation, cell wall integrity, multistress tolerance and virulence of *Beauveria bassiana*. *Fungal Genet Biol*, 2014, 70: 1—10.
- [48] Qi JF, Zhou GX, Yang LJ, et al. The Chloroplast-localized phospholipases Da4 and  $\alpha 5$  regulate herbivore-induced direct and indirect defenses in rice. *Plant Physiol*, 2011, 157: 1987—1999.
- [49] Lu J, Li JC, Ju HP, et al. Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice. *Mol Plant*, 2014, 7 (11): 1670—1682.
- [50] Li R, Afsheen S, Xin ZJ, et al. OsNPR1 negatively regulates herbivore-induced JA and ethylene signaling and plant resistance to a chewing herbivore in rice. *Physiol Plantarum*, 2013, 147: 340—351.
- [51] Xiao YT, Wang Q, Erb M, et al. Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1130—1139.
- [52] Luan JB, Yao DM, Zhang T, et al. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecol Lett*, 2013, 16: 390—398.
- [53] Zhang T, Luan JB, Qi JF, et al. Begomovirus-whitefly mutualism is achieved through repression of plant defences by a virus pathogenicity factor. *Mol Ecol*, 2012, 21: 1294—1304.
- [54] Li R, Weldegergis BT, Li J, et al. Virulence factors of geminivirus interact with MYC2 to subvert plant resistance and promote vector performance. *Plant Cell*, 2014, 26: 4991—5008.
- [55] He WB, Li J, Liu SS. Differential profiles of direct and indirect modification of vector feeding behaviour by a plant virus. *Sci Rep*, 2015, 5:e7682.
- [56] Li P, Shu YN, Fu S, et al. Vector and non-vector insect feeding reduces subsequent plant susceptibility to virus transmission. *New Phytol*, 2017, <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.14550/abstract>.
- [57] 陈学新, 刘银泉, 任顺祥, 张帆, 张文庆, 戈峰. 害虫天敌的植物支持系统. *应用昆虫学报*, 2014, 51(1): 1—12.
- [58] Xin ZJ, Yu ZN, Erb M, et al. The broad-leaf herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid turns rice into a living trap for a major insect pest and a parasitic wasp. *New Phytol*, 2012, 194: 498—510.

### Recent developments and perspective in basic researches on biological control of agricultural insect pests

Chen Xuexin    Feng Mingguang    Lou Yonggen    Ye Gongyin    Shen Zhicheng    Liu Shusheng  
(*Institute of Insect Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058*)

**Abstract** Based on the research achievements founded by the National Science Fund, we provide a summary of the recent progress on the survey and evaluation of natural enemies of invasive insect pests, the exploration and evaluation of function genes and proteins in natural enemies and entomophagous pathogens, the studies of the multiple-trophic interactions among insect pests and their natural enemies or microbes in different crops, and the development of new strategies and technologies of biological control of agricultural insect pests in China.

**Key words** natural enemy; entomophagous pathogen; resources; function genes; crop-insect pest-natural enemy multiple-trophic interaction; agricultural insect pest; biological control