前沿与综述

水稻害虫及其节肢动物天敌基因组研究进展*

李 强[1,2**] 赵现馨[1] 吕仲贤[2] 李 飞[1***] 徐红星[2***]

（1. 浙江大学昆虫科学研究所，杭州 310058；2. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所，杭州 310021）

摘 要 随着测序技术的更新迭代和生物信息学的快速发展，有关水稻害虫及其天敌基因组学的研究也得到广泛的关注。目前，褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera*、灰飞虱 *Laodelphax striatellus*、大螟 *Sesamia inferens*、二化螟 *Chilo suppressalis*、三化螟 *Scirpophaga incertulas*、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 和稻显纹纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis exigua* 等多种水稻害虫的基因组图谱已被完成。同时一些水稻害虫天敌如黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*、二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 和稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 等的基因组也正在被挖掘，这些天敌基因组的破译为水稻害虫的生物防治提供了坚实的数据支撑。本文综述了水稻害虫及其天敌基因组大小等特征信息以及基因组对其生物学特性的作用等方面的研究进展，并结合组学的发展对未来水稻害虫及其天敌基因组的研究方向进行了展望。

关键词 水稻害虫；天敌；基因组；测序

Progress in genomic research on pest insects and their natural enemies in paddy fields

LI Qiang[1,2**] ZHAO Xian-Xin[1] LÜ Zhong-Xian[2] LI Fei[1***] XU Hong-Xing[2***]

(1. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;
2. Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China)

Abstract Recent innovations in sequencing technology and the development of bioinformatics have allowed the genomics of rice pests and their natural enemies to be more widely studied. At present, the draft genomes of many rice pests, such as *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera*, *Laodelphax striatellus*, *Sesamia inferens*, *Chilo suppressalis*, *Cnaphalocrocis medinalis* and *Susumia exigua*, have been completed. At the same time, the genomes of some natural enemies of rice pests are also being sequenced. The molecular mechanisms underlying the biological characteristics of rice pests and their natural enemies is gradually becoming clearer with the help of genomics. This paper mainly summarizes important progress in genomics research on rice pests and their natural enemies, and outlines future prospects for research in combination with the development of omics.

Key words rice insect pest; natural enemy; genome; sequence

水稻病虫害对水稻粮食的安全生产有着直接影响，密切关系人们的温饱及食品安全等问题。在中国的稻田中取食水稻的害虫约有 695 种，其中较为重要的害虫有 30 多种（严火其，2021）。根据取食方式区分，主要可分为四类：钻蛀类害虫（大螟 *Sesamia inferens*、二化螟 *Chilo suppressalis* 和三化螟 *Scirpophaga incertulas* 等）、刺吸类害虫（褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 和稻蓟马 *Stenchaetothrips biformis* 等）、食根类害虫（稻水

*资助项目 Supported projects：浙江省重点研发计划（2020C02001）；浙江省领雁项目（2022C02034）；国家水稻产业体系（CARS-01-36）
**第一作者 First author，E-mail：liqiang1120@zju.edu.cn
***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：lifei18@zju.edu.cn；hzxuhongxing@163.com
收稿日期 Received：2022-07-11；接受日期 Accepted：2022-08-15

象甲 *Lissorhoptrus oryzophilus* 等）和食叶类害虫（稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 和稻显纹纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis exigua* 等）。而稻田中天敌的种类也多达 1 303 种，是田间控害的重要力量。随着遗传信息的全面解读，能够更加清晰地了解天敌与害虫之间的互作关系及其机制。

伴随着高通量测序技术飞速发展，各类组学数据大量涌现。目前世界上已经有上百种昆虫完成了全基因组测序，随着当代昆虫研究对基因组和其他组学的广泛使用，更多的测序计划被提出并实施，如达尔文生命之树（The Darwin Tree of Life Project，DToL）项目，旨在对在英国和爱尔兰发现的所有 7 万个真核生物物种的基因组进行测序、组装和注释（Blaxter，2022）。2018 年，中国农业科学院深圳农业基因组研究所及多家科研单位共同推出了“TOP1000 昆虫基因组计划”，旨在破解 1 000 种重要昆虫的基因组数据，完成基因组图谱绘制以获得高质量的参考基因组。随着大型测序计划和项目的推进，昆虫遗传信息的挖掘和分析将更加深入透彻。借助高通量测序技术手段为防治打好上游的数据基础，不仅填补物种遗传信息的空白，同时也为害虫分子防控提供了数据支撑。昆虫前期的基因组研究工作同样为其与植物、微生物和其他昆虫的互作或互利关系打下坚实的基础，未来针对水稻生态系统生物的基因组学研究将越来越全面（Ali and Agrawal，2012）。

1 水稻害虫及天敌的基因组测序概况

目前，水稻害虫和天敌物种的基因组分析仍处于初期起步阶段，如表 1 和表 2 所示，已获得基因组的水稻害虫有 8 种，其中大螟、二化螟和三化螟属于钻蛀类害虫；褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱属于刺吸类害虫；稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟属于食叶类害虫。天敌也有 8 种，其中黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*、拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata* 和草间小黑蛛 *Hylyphantes graminicola* 属于捕食性天敌；二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis*、夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus*、短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum* 和稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 属于寄生性天敌；黄腿双距螯蜂 *Gonatopus flavifemur* 既可以对水稻害虫进行捕食又可以进行寄生。

表 1 水稻害虫最新基因组概况

Table 1 The latest genomes of rice pests

物种名 Species name	分类阶元 Taxonomic category	基因组大小/ Scaffold N50 Genome size/ Scaffold N50	参考文献 References
二化螟 *Chilo suppressalis*	鳞翅目 Lepidoptera	824.3 Mb/1.7 Mb	Liu *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2020
大螟 *Sesamia inferens*	鳞翅目 Lepidoptera	955.6 Mb/1.5 Mb	已测序，暂未发表 Sequenced, not published yet
三化螟 *Scirpophaga incertulas*	鳞翅目 Lepidoptera	856.7 Mb/1.1 Mb	已测序，暂未发表 Sequenced, not published yet
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	半翅目 Hemiptera	1.08 Gb/77.6 Mb	Xue *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2021
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	半翅目 Hemiptera	656.8 Mb/43.4 Mb	Wang *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2021
灰飞虱 *Laodelphax striatellus*	半翅目 Hemiptera	541.1 Mb/29.2 Mb	Zhu *et al.*, 2017; Ma *et al.*, 2021
稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*	鳞翅目 Lepidoptera	528.3 Mb/16.1 Mb	Zhao *et al.*, 2021
稻显纹纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis exigua*	鳞翅目 Lepidoptera	798.8 Mb/25.7 Mb	Xu *et al.*, 2022

表 2　天敌最新基因组概况
Table 2　The latest genomes of natural enemies

物种名 Species name	分类阶元 Taxonomic category	基因组大小/ Scaffold N50 Genome size/ Scaffold N50	参考文献 References
黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*	半翅目 Hemiptera	345.8 Mb/27.6 Mb	Bai *et al.*，2022b
拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata*	蛛形目 Araneae	4.26 Gb/699.1 kb	已测序，暂未发表 Sequenced, not published yet
草间小黑蛛 *Hylyphantes graminicola*	蛛形目 Araneae	931.7 Mb/77.1 Mb	Zhu *et al.*，2022
二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis*	膜翅目 Hymenoptera	189.0 Mb/2.2 Mb	Ye *et al.*，2022
夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus*	膜翅目 Hymenoptera	129.0 Mb/11.9 Mb	Xu *et al.*，2021
短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum*	膜翅目 Hymenoptera	195.1 Mb/3.7 Mb	Lindsey *et al.*，2018
稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae*	膜翅目 Hymenoptera	488.8 Mb/25.4 Mb	Ma *et al.*，2022
黄腿双距螯蜂 *Gonatopus flavifemur*	膜翅目 Hymenoptera	636.5 Mb/35.1 Mb	Yang *et al.*，2021

2　水稻害虫基因组

2.1　稻飞虱

稻飞虱主要以刺吸植株汁液的方式为害水稻等作物。在我国褐飞虱危害最为严重，其次是白背飞虱和灰飞虱（刘万才等，2016）。2014 年，褐飞虱基因组测序完成，是常见的 3 种稻飞虱中最早完成基因组测序的。在第一版基因组研究工作中对交配纯化了 13 代的褐飞虱进行了全基因组测序，最终获得 1.14 Gb 大小的的褐飞虱基因组组装，Scaffold N50 为 356 600 bp，基因组注释获得 27 571 个蛋白编码基因的基因集。该版基因组具有重复含量高（达到 48.6%）和物种特异性基因多（59.2%）的特点。比较基因组分析结果表示，褐飞虱单食水稻的特性可能与气味受体（Odorant receptors，ORs）和味觉受体（Gustatory receptors，GRs）的基因家族收缩有关（Xue *et al.*，2014）。此外，还证实了褐飞虱的翅型分化与水稻营养息息相关，当水稻营养较低时，与翅发育相关的基因在褐飞虱中表达增加。褐飞虱的迁飞主要是由长翅型成虫完成，因此找出翅型分化的关键调控基因或通路成为褐飞虱有效防控的研究重点。之后的研究发现胰岛受体基因可以在 miR-34 的调控下控制褐飞虱的翅型分化，在褐飞虱体内存在两种高度同源的胰岛素受体基因 *NlInR1* 和 *NlInR2*。其中 *NlInR1* 是 miR-34 的靶标基因，当 miR-34 表达较低时，褐飞虱体内 *NlInR1* 含量较高，胰岛素信号转导通路开启，褐飞虱发育为长翅型。而当 miR-34 表达升高时，*NlInR1* 受到抑制，*NlInR2* 含量随之变高，信号转导通路关闭，褐飞虱就会发育为短翅型（Xu *et al.*，2015；Ye *et al.*，2019）。这些研究结果有助于深入理解昆虫表型可塑性的分子调控机理，并对褐飞虱的防治具有指导意义。2017 年，白背飞虱基因组与灰飞虱基因组的测序组装相继完成（Wang *et al.*，2017；Zhu *et al.*，2017）。白背飞虱基因组的测序策略与褐飞虱类似，选用的样本为单对交配纯化 18 代的白背飞虱种群，通过 Illumina 测序，获得 720.7 Mb 的白背飞虱基因组组装，Scaffold N50 为 1 185 kb，相比褐飞虱基因组高约 3 倍，共注释到 21 254 个蛋白编码基因，且存在较高比例的多拷贝基因。此外，白背

飞虱在不同发育阶段的差异表达基因及其表达模式也被系统解析（Wang *et al.*，2017）。同年，灰飞虱基因组公布，为消除基因组高杂合度的，测序选用第 22 代单头雌虫后代单对交配纯化的灰飞虱进行基因组测序建库。测序和组装使用二代与三代结合的策略，最终获得灰飞虱基因组，大小为 540.9 Mb，Scaffold N50 为 1 085 kb，共注释到 17 736 个蛋白编码基因（Zhu *et al.*，2017）。2020 年，3 种飞虱的染色体水平基因组公开释放，Ma 等（2021）采用 PacBio 三代测序和 Hi-C 辅助组装技术将 3 种飞虱基因组进行了优化提升，使用同一流程进行了基因组注释，并利用新版数据展开了系统的比较基因组学分析（Ma *et al.*，2021）。此外，利用雌雄虫的重测序数据，将 3 种飞虱的 X 染色体成功鉴定，且从头组装获得了褐飞虱的 Y 染色体，且通过同源性比对推测 Y 染色体并不由常染色体进化而来（徐乐，2021）。

2.2 水稻螟虫

水稻螟虫是危害我国水稻生产的重要害虫，其中二化螟和三化螟发生最为严重（向玉勇等，2011）。二化螟幼虫钻蛀水稻茎秆进行取食为害，造成水稻枯心、枯鞘和白穗（郑宛莹，2020）。并且二化螟的为害也会影响水稻对其他害虫的抗性，如二化螟取食水稻后，会诱导水稻释放高浓度的 α-蒎烯和 2-庚醇等挥发物吸引褐飞虱取食产卵（Wang *et al.*，2018）。三化螟虽不及二化螟发生严重，但同样给我国水稻产业带来重大损失（盛承发等，2003）。大螟在早期并不是我国的主要害虫，但近年来随着耕作方式的改变，在我国多个地区都发现大螟的发生有明显的上升趋势，为害等级也由次要害虫上升为了主要害虫（李钦存，2018）。

Liu 等（2014）报道了二化螟的基因组，基因组大小为 824 Mb，Scaffold N50 为 5.2 kb。利用 Optimized Maker Based Insect Genome Annotation（OMIGA）平台进行基因组注释并获得了 10 211 个蛋白编码基因。同时在二化螟基因组中对细胞色素 P450 基因、气味结合蛋白基因、化学感受基因和 RNAi 代谢通路相关的核心基因进行了系统鉴定。这些研究工作将为二化螟为害习性、抗药性机制和生长发育等研究提供参考（Liu *et al.*，2014）。随后在 2020 年华中农业大学公布了二化螟的染色体水平基因组，首先采用 Illumina 结合 PacBio 测序的策略，构建获得基因组草图，再利用 Hi-C 辅助组装技术将 99.2%的碱基分配给 29 条染色体。Ma 等（2020）对与动物耐寒性相关的基因家族进行了同源分析，揭示了二化螟耐寒性的基因组基础，并结合转录组数据揭示了不同处理条件下（包括不滞育、低温滞育、低温驯化和非低温驯化四种处理）的二化螟中 14 个耐寒相关基因的表达情况。这些基因涉及到葡萄糖源的甘油生物合成、三酰基甘油源的甘油生物合成、脂肪酸合成和海藻糖运输等途径介导的耐寒策略（Ma *et al.*，2020）。

目前三化螟和大螟的基因组也已完成测序，分析工作正在进行当中。3 种主要水稻螟虫测序的完成在未来可以通过比较基因组学的分析来研究其与环境的适应性和互作关系，为水稻螟虫的防治提供理论依据。

2.3 水稻卷叶螟

稻纵卷叶螟是一种重要的农业害虫，具有迁飞习性，其幼虫通过卷折禾本科植物叶片并刮食叶片内部的叶肉，造成叶片的浅白色条纹损伤，一直以来给全世界高温高湿的水稻种植区造成严重损失（张孝羲和陆自强，1980；杨亚军等，2015）。该虫的近缘物种，稻显纹纵卷叶螟也广泛分布于不同国家的水稻种植区，与稻纵卷叶螟表现出非常相似的形态表型和卷叶取食行为，但相较于稻纵卷叶螟的季节性迁飞，稻显纹纵卷叶螟被报道能够在中国南方和西南稻区完成越冬（潘学贤和汪远宏，1984）。通过不同的混合策略并结合相应的测序技术，包括 Illumina、PacBio、10×Genomics 和高通量染色体构象捕获技术（High-through chromosome conformation capture，Hi-C），2 种水稻纵卷叶螟的基因组组装得以高质量完成，为深入了解这 2 种害虫的生物学特性和生态适应性提供了依据（Zhao *et al.*，

2021；Xu *et al.*，2022）。

稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟的基因组相差约 270 Mb，利用 Hi-C 辅助组装技术产生了 2 个染色体水平的高质量基因组组装。其中 3 248 条稻纵卷叶螟的序列支架（Scaffold）成功挂载到了 31 条染色体上，而 1 413 条稻显纹纵卷叶螟的 Scaffolds 被锚定到 32 条染色体上。通过单拷贝直系同源基因数据集（Benchmarking Universal Single-Copy Orthologs，BUSCO）比对检测，2 个基因组组装均呈现出了高百分比（>95%）的匹配结果，表明基因组组装具有高度完整性。同时利用雌雄蛹的重测序数据，成功鉴定了 2 种水稻纵卷叶螟的性染色体。最终通过相同的基因注释流程分别得到了 15 765 个稻纵卷叶螟的蛋白质编码基因和 14 922 个稻显纹纵卷叶螟的蛋白质编码基因。此外，稻显纹纵卷叶螟的重复序列占基因组大小的一半以上（52%）且转座子序列在近期发生了扩增事件，相较于稻纵卷叶螟的重复序列比例高（39.5%），这可能与两者之间的基因组大小差异相关（Zhao *et al.*，2021；Xu *et al.*，2022）。

除此之外，系统发育和比较基因组学分析结果表明，尽管 2 种水稻纵卷叶螟的生物学特性相似且基因组之间具有很高的同源性，但两者早在约 1 800 万年前就已经分化成为 2 个物种，且两者的基因组特征、基因家族的扩张和收缩情况以及受到的正选择压力仍存在差异。例如，与耐寒性和对外源感染的抗性相关的基因在稻显纹纵卷叶螟中表现出正选择的特征；而在稻纵卷叶螟中，适应性进化的信号中主要包括与能量储存相关的基因，这可能与该物种的长距离迁徙能力相适应（Zhao *et al.*，2021；Xu *et al.*，2022）。稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟的染色体水平基因组组装和比较基因组分析有助于阐明两个密切相关的昆虫物种的长距离迁徙、苏云金芽孢杆菌毒蛋白抗性（Bt 抗性）、耐寒性、性别决定和独特的进化轨迹的遗传和分子机制，为水稻害虫的进化和生态学提供了有效的数据资源和新的见解，有利于辅助相关害虫防治的管理和实施。

3　稻田天敌基因组

3.1　捕食性天敌

3.1.1　黑肩绿盲蝽　黑肩绿盲蝽和中华淡翅盲蝽 *Tytthus chinensis* 为稻田中两种习性、分布及体型相似的捕食性天敌，主要以飞虱和叶蝉等半翅目害虫的卵为食，是水稻生态系统中重要的内禀生物防治因子（Qiao *et al.*，2016）。黑肩绿盲蝽核型分析结果为 $2n = 24$（22A +XY），最终组装版本共 13 条染色体，注释获得 14 644 个蛋白编码基因（Bai *et al.*，2022b）。作为水稻生态系统中第一个半翅目天敌基因组，黑肩绿盲蝽的基因组研究主要揭示了多营养级相互作用（寄主植物-食饵-捕食者）的基因组机制，为更好地理解黑肩绿盲蝽的捕食策略提供了组学数据基础，从而促进了可持续水稻害虫管理和粮食生产。

通过转录组测序和定量分析，揭示了 2 种捕食性盲蝽均可通过提高热激蛋白基因的表达抵御高温环境，且表达模式具有一定相似度，其中中华淡翅盲蝽 *Tytthus chinensis* 的热激蛋白基因在高温下的上调倍数更高、诱导温度范围更广（Bai *et al.*，2022a）。未来，中华淡翅盲蝽基因组的完成，将会助于全面展开两种盲蝽的比较基因组分析，阐明两者的生态适应性进化的异同。

3.1.2　拟环纹豹蛛　拟环纹豹蛛是稻田中数量较多的一种游猎型蜘蛛，在拟环纹豹蛛的基因组中一共注释得到 21 310 个蛋白编码基因，其中编码蛛丝蛋白的基因只有 16 个，少于结网型蜘蛛，而与毒液相关的基因则有 32 个。通过解剖发现，拟环纹豹蛛的只有大壶状、小壶状、葡萄状和梨状 4 种丝腺，缺少管状丝腺、鞭状丝腺和聚状丝腺。比较拟环纹豹蛛和其他物种神经毒素的分子靶标发现，前者的神经毒素更集中作用于无脊椎动物，并且对昆虫具有更高的敏感性。这些结果从基因的层面解释了拟环纹豹蛛作为一种游猎型蜘蛛更倾向于用毒液进行捕食而非进行结网捕食。该基因组是第一个高质量的游猎型蜘蛛的基因组，为研究不同类型蜘蛛的生活习性及分子机制提供了宝贵的资源（待发表）。

3.1.3　草间小黑蛛　另一个稻田蜘蛛——草间

小黑蛛共组装得到13条染色体，注释得到19 124个蛋白编码基因，并且发现在草间小黑蛛中存在大多数的毒性蛋白基因，包括精氨酸激酶（Arginine kinase，AK）、富含半胱氨酸分泌蛋白（Cysteine-rich secretory protein family，CRISPs）、磷脂酶 A2（Phospholipase A2，PA2）和透明质酸酶（Hyaluronidase，HYAL）等，结合转录组和蛋白组的数据发现，AK 在草间小黑蛛体内表达最高的一种毒素，该毒素可以破坏真核生物和原核生物的细胞膜，很有可能是草间小黑蛛成为稻田优势种的重要原因之一。除此之外还在草间小黑蛛中注释到了一种在其他蜘蛛体内未曾报道的毒液基因——过敏原组 7（Group 7 allergen，ALL7），该毒素广泛存在于螨类中，这表明 ALL7 很有可能在蜘蛛毒液与作用对象的相互关系中发挥着重要的作用（Zhu *et al.*，2022）。

3.2 寄生性天敌

3.2.1 二化螟盘绒茧蜂 二化螟盘绒茧蜂基因组的最终组装版本共 10 条染色体，蛋白编码基因 14 142 个（Ye *et al.*，2022）。Ye 等（2022）主要利用多组学数据综合分析，发现二化螟盘绒茧蜂缺失 10 种氨基酸的合成能力，且体外培养实验证实这些氨基酸是二化螟盘绒茧蜂幼虫发育的必需氨基酸。二化螟盘绒茧蜂寄生引起了二化螟血淋巴中游离氨基酸含量的显著改变，主要是抑制了二化螟氨基酸的消耗，同时促进寄主蛋白质的降解，导致了寄主体内氨基酸含量的变化，保证了寄生蜂幼虫发育所需的氨基酸。通过基因组分析，最终得出寄生习性影响了二化螟盘绒茧蜂基因组中氨基酸通路的进化，导致更多氨基酸合成能力的丢失，但能通过精细调控寄主氨基酸的合成和蛋白质代谢速率，从而影响寄主血淋巴中的氨基酸含量，为寄生蜂创造了营养丰富的幼虫生长微环境（Ye *et al.*，2022）。

3.2.2 夜蛾黑卵蜂 夜蛾黑卵蜂是多种夜蛾类害虫的卵期寄生蜂（唐雅丽等，2010）。通过测序组装，获得了夜蛾黑卵蜂的染色体水平基因组，共包括 10 条染色体。通过比较基因组分析发现，夜蛾黑卵蜂与短管赤眼蜂的基因组进化速率明显快于其他中等体型的蜂类，共有 573 个基因在这两种寄生蜂中均进化较快，并进一步筛选得到 38 个在这两种寄生蜂中特异快速进化的基因，其中部分基因涉及一些已知与体型发育相关的通路，包括 Hippo 信号通路、Ras 信号通路和 Hedgehog 信号通路等。此外，也有基因与翅脉形成有关，可能与个体小的寄生蜂翅脉极度退化相关。已知小型化是昆虫适应性进化的一种策略，在寄生蜂中，寄生蜂与寄主长期协同进化，为了将卵产在寄主体内，促使寄生蜂进化出了更小的体型以减少能量消耗等，这可能是寄生蜂物种多样性进化的关键（Xu *et al.*，2021）。前文利用比较基因组的方法，从基因组层面探索该问题可能的答案。结合系统发育树分析可见，夜蛾黑卵蜂与短管赤眼蜂在进化距离上相距较远，而且各自的近缘物种均为中等体型寄生蜂。由此，这两种寄生蜂的快速进化属于独立事件，说明寄生蜂体型缩小是趋同进化的结果，该发现为深入理解寄生蜂多样性进化提供理论依据。

3.2.3 短管赤眼蜂 赤眼蜂是在其他昆虫卵中发育的微小寄生蜂，是小蜂总科最早的分支科之一，并且也是农业生产中常用的生物防治药剂，主要用于防治蛾类和蝴蝶类害虫。对短管赤眼蜂基因组的研究揭示了其和相关寄生蜂小型化和适应性特征，并且通过比较分析发现了其核糖体生物发生和功能、转录调控和倍性调控相关的蛋白质发生了相对快速的进化。对短管赤眼蜂有性和无性系的比较表明，没有强有力的证据表明无性生殖中的基因组退化（例如基因丢失），尽管它确实包含比有性系更低的重复量（Lindsey *et al.*，2018）。短管赤眼蜂与其他膜翅目相比，基因组进化速度特别快，这些变化反映了其适应小型化的表现。短管赤眼蜂及其相关寄生蜂基因组的研究为深入研究赤眼蜂的生物学特性、共生关系、无性繁殖、生物防治和微型化进化等方面提供了宝贵的资源。了解寄生的分子决定因素还可以为赤眼蜂和其他拟寄生物的大规模饲养提供依据。

3.2.4 稻虱缨小蜂 稻虱缨小蜂是缨小蜂科的代表种，由于其通过寻找寄主而实现的高寄生率，是防治稻飞虱的理想选择。此外，缨小蜂科是一个古老的昆虫类群，是小蜂总科系统发育中的一个基本谱系，其种类在生物学上有很大的防

治潜力。利用单分子实时测序和 Illumina 测序，对稻虱缨小蜂的整个基因组进行了测序和组装，这是第一个缨小蜂科基因组。该组装由 394 个 Scaffolds 组成并具有高度的连续性和完整性，BUSCO 值为 98.4%。基因组注释得到 16 894 个蛋白质编码基因。系统发育分析显示，缨小蜂科位于小蜂总科的基部，与所有剩余小蜂总科物种互为姊妹群，稻虱缨小蜂与其他 7 种小蜂总科物种于 126.9 百万年前分开。此外，确定了稻虱缨小蜂基因组中与化学感觉功能相关的 17 个气味结合蛋白（Odorant binding proteins，OBPs）、11 个化学感受蛋白（Chemosensory proteins，CSPs）、4 个尼曼-匹克 C2 蛋白（Niemann-pick type C2 proteins，NPC2s）、88 个气味受体（Olfactory receptors，ORs）、12 个味觉受体（Gustatory receptors，GRs）基因、23 个离子通道型受体（Ionotropic receptors，IRs）和 13 个感觉神经元膜蛋白（Sensory neuron membrane proteins，SNMPs）基因，与机械感受功能的基因有 10 个，分别是 1 个扒手受体（Pickpocket receptors，PPKs）和 9 个瞬时受体电位离子通道（Transient receptor potential，TRP）。稻虱缨小蜂中少量化学和机械感受基因表明，稻虱缨小蜂物种特异性的寄主检测和产卵行为可能受到相对简单的分子途径调控（Ma *et al.*，2022）。

3.3　捕食/寄生性天敌

螯蜂科的昆虫进化出了新的生物学特性，既可以捕食也可以寄生害虫。这两个特征使其对害虫控制有效且有价值，但其双重适应的遗传基础仍未阐明。Yang 等（2021）利用测序组装得到了一个高质量的螯蜂——黄腿双距螯蜂的基因组，该基因组大于大部分的膜翅目昆虫。通过基因组分析发现转座因子（尤其是 DNA 转座子）的扩增是基因组扩大的主要原因。通过全基因组扫描显示，一些积极参与能量生产和活动的基因和快速进化的蛋白质有助于黄腿双距螯蜂的捕食性适应。比较雌雄虫的转录组发现，3 种与繁殖相关的 *yellow* 基因在雌成虫中显著升高，这些基因可能有助于雌性产卵，*LWS2-opsin* 基因在雄性中特异表达，可能有助于雄性寻找伴侣和交配。对毒腺转录组进行分析表明毒液中类 *Idgf* 基因和类 *neprilysin* 基因发生了特异性扩增（Yang *et al.*，2021）。

4　展望

随着测序和组装技术的完善,基因组技术在害虫防治中得到了更好的应用，测序和组装技术一直存在数据多态性（Polymorphism），基因纯合的昆虫较难培养和个体体积小无法采集到高质量 DNA 样本等因素综合导致昆虫基因组很难顺利进行组装（荣昌鹤等，2016）。得益于 Nanopore 和短读长测序手段等，Ye 等（2020）完成了 20 ng 超低起始量的麦蛾茧峰基因组组装，该研究为个体小，样品稀有，只能获取少量 DNA 的物种的基因组组装提供了很好的范例。此外，随着人工智能的飞速发展，各类组学的分析也将进入更加智能化的阶段，更多的研究结论将随着训练集和算法的优化变得更加可靠。除此之外，还有一些其他的组学手段，如研究活细胞代谢的“化学指纹”——代谢组学，全长转录组、空间转录组和单细胞转录组等转录组分析手段。未来随着虫害控制设施人工智能影像数据采集系统的开发和优化，也极有可能推动昆虫领域影像组学的发展。此外，一系列具有功能针对性的数据库也成为研究者的有利工具，如农业病虫害研究图库（Image Database for Agricultural Diseases and Pests Research，IDADP）。

害虫综合治理一直是现代农业生产生活中的重中之重，尤其是近几十年来，我国害虫的种类大幅增加，危害程度也越发严重。同时随着全球贸易的发展，害虫的入侵也成了极其严峻的问题。伴随着基因组数据的挖掘，“病虫害综合治理组学（Integrated pest management-omics，IPM-omics）”被提出了。IPM 策略在结合了基因组技术后可用于发现昆虫种群内的多态性，然后去解释害虫群落变化的重要问题，将所得信息与已有的其他数据信息综合比对后，利用结果和已有知识制定出最佳的病虫管理方案。最后利用信息和通讯技术在整个社区进行有效传播和发展病虫害

防控的策略（Margam *et al.*, 2011）。彭露等（2015）曾提出基于基因组学的害虫治理，如结合景观遗传学优化害虫治理结构、基于 DNA 条形码技术提出的对分子鉴定、物种鉴定及食物网重构的研究、通过建立完整 RNA 干扰技术体系防控害虫以及以昆虫转基因技术为支持的防控手段。

目前的基因组学研究多集中于单一物种之上，但生态系统中各个生物都不是独立存在的，他们会与其他生物或多或少的产生联系，仅仅对一个物种的基因组进行研究很难对其有全面的认识。在未来，会有大量的昆虫基因组完成测序组装，在这里有着相当大的信息等待着被发掘。而基于比较基因组分析，继续破译一些重要害虫的近缘物种及其天敌的遗传序列信息或许也能为解答物种的进化和相互克制关系提供重要依据和数据基础。在多组学数据的基础上，通过基因功能的研究和挖掘，应用 CRISPR-Cas9 介导的基因组定点编辑和基因 RNAi 等技术手段，将使害虫的防治和资源昆虫的利用出现革命性的变化。

参考文献 (References)

Ali JG, Agrawal AA, 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17(5): 293–302.

Bai YL, Quais MdK, Zhou WW, Zhu ZR, 2022a. Consequences of elevated temperature on the biology, predation, and competitiveness of two mirid predators in the rice ecosystem. *Journal of Pest Science*, 95(2): 901–916.

Bai YL, Shi ZM, Zhou WW, Wang GY, Shi XX, He K, Li F, Zhu ZR, 2022b. Chromosome-level genome assembly of the mirid predator *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (Hemiptera: Miridae), an important natural enemy in the rice ecosystem. *Molecular Ecology Resources*, 22(3): 1086–1099.

Blaxter ML, 2022. Sequence locally, think globally: The darwin tree of life project. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(4): e211564211.

Li QC, 2018. Present situation and control measures of corn borer in northern Henan. *Primary Agricultural Technology Extension*, 6(12): 84–85. [李钦存, 2018. 豫北玉米大螟发生危害现状及防治措施. 基层农技推广, 6(12): 84–85.]

Lindsey ARI, Kelkar YD, Wu X, Sun D, Martinson EO, Yan Z, Rugman-Jones PF, Hughes DST, Murali SC, Qu JX, Dugan S, Lee SL, Chao H, Dinh H, Han Y, Doddapaneni HV, Worley KC, Muzny DM, Ye GY, Gibbs RA, Richards S, Yi SV, Stouthamer R, Werren JH, 2018. Comparative genomics of the miniature wasp and pest control agent *Trichogramma pretiosum*. *BMC Biology*, 16(1): 54–73.

Liu JD, Xiao HM, Huang SQ, Li F, 2014. OMIGA: Optimized maker-based insect genome annotation. *Molecular Genetics and Genomics*, 289(4): 567–573.

Liu WC, Liu ZD, Huang C, Lu MH, Liu J, Yang QP, 2016. Statistics and analysis of crop yield losses caused by main diseases and insect pests in recent 10 years. *Plant Protection*, 42(5): 1–9, 46. [刘万才, 刘振东, 黄冲, 陆明红, 刘杰, 杨清坡, 2016. 近 10 年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析. 植物保护, 42(5): 1–9, 46.]

Ma WH, Zhao XX, Yin CL, Jiang F, Du XY, Chen TY, Zhang QH, Qiu L, Xu HX, Joe Hull J, Li GL, Sung WK, Li F, Lin YJ, 2020. A chromosome-level genome assembly reveals the genetic basis of cold tolerance in a notorious rice insect pest, *Chilo suppressalis*. *Molecular Ecology Resources*, 20(1): 268–282.

Ma WH, Xu L, Hua HX, Chen MY, Guo MJ, He K, Zhao J, Li F, 2021. Chromosomal-level genomes of three rice planthoppers provide new insights into sex chromosome evolution. *Molecular Ecology Resources*, 21(1): 226–237.

Ma Y, Guo ZX, Wang LY, Wang BY, Huang TF, Tang BJ, Zhang GR, Zhou Q, 2022. The genome of the rice planthopper egg parasitoid wasps *Anagrus nilaparvatae* casts light on the chemo- and mechanosensation in parasitism. *BMC Genomics*, 23(1): 541–554.

Margam VM, Coates BS, Hellmich RL, Agunbiade T, Seufferheld MJ, Sun W, Ba MN, Sanon A, Binso-Dabire CL, Baoua I, Ishiyaku MF, Covas FG, Srinivasan R, Armstrong J, Murdock LL, Pittendrigh BR, 2011. Mitochondrial genome sequence and expression profiling for the legume pod borer *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae). *PLoS ONE*, 6(2): e16444.

Pan XX, Wang YH, 1984. Study on the occurrence of *Cnaphalocrocis exigua*. *Entomological Knowlegde*, 30(3): 106–110. [潘学贤, 汪远宏, 1984. 稻显纹纵卷叶螟的发生规律研究. 昆虫知识, 30(3): 106–110.]

Peng L, He WY, Xia XF, Xie M, Ke FS, You SJ, Huang YP, You MS, 2015. Prospects for the management of insect pests in the genomic era. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 1–22. [彭露, 何玮毅, 夏晓峰, 谢苗, 柯富士, 尤士骏, 黄宇萍, 尤民生, 2015. 基因组学时代害虫治理的研究进展及前景. 应用昆虫学报, 52(1): 1–22.]

Qiao F, Zhu QZ, Wang XQ, Wang GH, Gurr GM, Zhu ZR, Heong KL, Cheng JA, 2016. Reciprocal intraguild predation between two mirid predators, *Cyrtorhinus lividipennis* and *Tytthus chinensis* (Hemiptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology*, 26(9): 1267–1284.

Rong CH, Li WD, Wang SJ, Shen XZ, 2016. Integrated pest

management in the era of gene—a review of "IPM-Omics". *Journal of West China Forestry Science*, 45(2): 159–163. [荣昌鹤, 李文迪, 王绍景, 沈栩竹, 2016. 基因组时代的病虫害综合治理——"病虫综合治理组学"简介. 西部林业科学, 45(2): 159–163.]

Sheng CF, Wang HT, Gao LD, Xuan WJ, 2003. Current situation, loss estimation and control countermeasures of rice borer in China. *Plant Protection*, 29(1): 37–39. [盛承发, 王红托, 高留德, 宣维健, 2003. 我国水稻螟虫大发生现状、损失估计及防治对策. 植物保护, 29(1): 37–39.]

Tang YL, Chen KW, Xu ZF, 2010. Study on ontogenesis of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae). *Journal of Changjiang Vegetables*, 2010(18): 1–3. [唐雅丽, 陈科伟, 许再福, 2010. 夜蛾黑卵蜂(*Telenomus remus* Nixon)个体发育研究. 长江蔬菜, 2010(18): 1–3.]

Wang L, Tang N, Gao XL, Chang ZX, Zhang LQ, Zhou GH, Guo DY, Zeng Z, Li WJ, Akinyemi IA, Yang HM, Wu QF, 2017. Genome sequence of a rice pest, the white-backed planthopper (*Sogatella furcifera*). *GigaScience*. 6(1): 1–9.

Wang XY, Liu QS, Meissle M, Peng YF, Wu KM, Romeis J, Li YH, 2018. Bt rice could provide ecological resistance against nontarget planthoppers. *Plant Biotechnology Journal*, 16(10): 1748–1755.

Xiang YY, Zhang F, Xia BW, Guo R, 2011. Occurrence and control of rice borers in China. *China Plant Protection*, 31(11): 20–23. [向玉勇, 张帆, 夏必文, 郭荣, 2011. 我国水稻螟虫的发生现状及防治对策. 中国植保导刊, 31(11): 20–23.]

Xu HJ, Xue J, Lu B, Zhang XC, Zhuo JC, He SF, Ma XF, Jiang YQ, Fan HW, Xu JY, Ye YX, Pan PL, Li Q, Bao YY, Nijhout HF, Zhang CX, 2015. Two insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature*, 519(7544): 464–467.

Xu HX, Ye XH, Yang YJ, Yang Y, Sun YH, Mei Y, Xiong SJ, He K, Xu L, Fang Q, Li F, Ye GY, Lu ZX, 2021. Comparative genomics sheds light on the convergent evolution of miniaturized wasps. *Molecular Biology and Evolution*, 38(12): 5539–5554.

Xu HX, Zhao XX, Yang YJ, Chen X, Mei Y, He K, Xu L, Ye XH, Liu Y, Li F, Lu ZX, 2022. Chromosome-level genome assembly of an agricultural pest, the rice leaffolder *Cnaphalocrocis exigua* (Crambidae, Lepidoptera). *Molecular Ecology Resources*, 22(1): 307–318.

Xu L, 2021. Chromosome-level genome of three species of planthoppers and *miR-34* regulation of wing dimorphism in the brown planthopper. Doctoral dissertation. Zhejiang: Zhejiang University. [徐乐, 2021. 三种稻飞虱的染色体水平基因组及 *miR-34* 调控褐飞虱翅型分化的机制. 博士学位论文. 浙江: 浙江大学.]

Xue J, Zhou X, Zhang CX, Yu LL, Fan HW, Wang Z, Xu HJ, Xi Y, Zhu ZR, Zhou WW, Pan PL, Li BL, Colbourne JK, Noda H, Suetsugu Y, Kobayashi T, Zheng Y, Liu SL, Zhang R, Liu Y, Luo YD, Fang DM, Chen Y, Zhan DL, Lv XD, Cai Y, Wang ZB, Huang HJ, Cheng RL, Zhang XC, Lou YH, Yu B, Zhuo JC, Ye YX, Zhang WQ, Shen ZC, Yang HM, Wang J, Wang J, Bao YY, Cheng JA, 2014. Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. *Genome Biology*, 15(12): 521–539.

Yan HQ, 2021. Why are agricultural pests becoming more and more harmful. *Agricultural History of China*, 40(3): 3–15. [严火其, 2021. 农业害虫危害何以越来越严重. 中国农史, 40(3): 3–15.]

Yang Y, Ye XH, Dang C, Cao YS, Hong R, Sun YH, Xiao S, Mei Y, Xu L, Fang Q, Xiao HM, Li F, Ye GY, 2021. Genome of the pincer wasp *Gonatopus flavifemur* reveals unique venom evolution and a dual adaptation to parasitism and predation. *BMC Biology*, 19(1): 145–168.

Yang YJ, Xu HX, Zheng XS, Tian JC, Lu YH, LÜ ZX, 2015. Progresses in management technology of rice leafrollers in China. *Journal of Plant Protection*, 42(5): 691–701. [杨亚军, 徐红星, 郑许松, 田俊策, 鲁艳辉, 吕仲贤, 2015. 中国水稻纵卷叶螟防控技术进展. 植物保护学报, 42(5): 691–701.]

Ye XH, Xu L, Li X, He K, Hua HX, Cao ZH, Xu JD, Ye WY, Zhang J, Yuan ZT, Li F, 2019. *miR-34* modulates wing polyphenism in planthopper. *PLoS Genetics*, 15(6): e1008235.

Ye XH, Xiong SJ, Teng ZW, Yang Y, Wang JL, Yu KL, Wu HZ, Mei Y, Xue C, Yan ZC, Yin CL, Wang F, Yao HW, Fang Q, Song QW, Ye GY, Li F, 2022. Genome of the parasitoid wasp *Cotesia chilonis* sheds light on amino acid resource exploitation. *BMC Biology*, 20(1): 118–134.

Zhang XX, Lu ZQ, 1980. Study on the migration route of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee. *Acta Entomologica Sinica*, 23(2): 130–140. [张孝羲, 陆自强, 1980. 稻纵卷叶螟迁飞途径的研究. 昆虫学报, 23(2): 130–140.]

Zhao XX, Xu HX, He K, Shi ZM, Chen X, Ye XH, Mei Y, Yang YJ, Li MZ, Gao LB, Xu L, Xiao HM, Liu Y, Lu ZX, Li F, 2021. A chromosome-level genome assembly of rice leaffolder, *Cnaphalocrocis medinalis*. *Molecular Ecology Resources*, 21(2): 561–572.

Zheng WY, 2020. Damage characteristics and control measures of *Chilo suppressalis*. *Jiangxi Agriculture*, 13(10): 33–35. [郑宛莹, 2020. 水稻二化螟的危害特点及其防治措施. 江西农业, 13(10): 33–35.]

Zhu BY, Jin PY, Hou ZE, Li JL, Wei SJ, Li SQ, 2022. Chromosomal-level genome of a sheet-web spider provides insight into the composition and evolution of venom. *Molecular Ecology Resources*, 22(6): 2333–2348.

Zhu JJ, Jiang F, Wang XH, Yang PC, Bao YY, Zhao W, Wang W, Lu H, Wang QS, Cui N, Li J, Chen XF, Luo L, Yu JT, Kang L, Cui F, 2017. Genome sequence of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *GigaScience*, 6(12): 1–12.