天敌昆虫控害机制与可持续利用*

陈学新[1**] 任顺祥[2] 张 帆[3] 彩万志[4] 曾凡荣[5] 张文庆[6]

(1. 浙江大学昆虫科学研究所 水稻生物学国家重点实验室 农业部农业昆虫学重点实验室 杭州 310058;
2. 华南农业大学昆虫学系 广州 510640;3. 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所 北京 100097;
4. 中国农业大学昆虫学系 北京 100193;5. 中国农业科学研究院植物保护研究所 植物病虫害生物学国家重点实验室 北京 100081;6. 中山大学生物资源与生物防治国家重点实验室 广州 510275)

摘 要 天敌昆虫是自然生态系统内抑制害虫种群的重要因子,利用天敌昆虫控制农业害虫是安全有效的害虫控制策略,也是未来害虫管理发展的方向。本文在系统总结国内外研究进展的基础上,提出害虫治理要从"被动应急控制"转变为内部助增的"主动促进自然调控"的新理念,创新多种天敌昆虫协同控制多种害虫的"网式协同调控"新途径,建立一个自我维持并可有效降低害虫种群水平的农业生态系统。未来的研究应针对"天敌昆虫调控害虫的内在机制"与"天敌昆虫在农业生态系统中持续发挥作用的生态学基础"等关键科学问题,从基因、个体、种群、群落和生态系统不同层次,重点开展:1)天敌昆虫寄生和捕食害虫的行为与适应机制;2)天敌昆虫大量繁育的营养与生殖生理基础;3)寄生性天敌昆虫与寄主互作的免疫机制;4)天敌昆虫协同控害的生态学机制;5)天敌昆虫可持续利用的生物防治新模式等方面的研究。

关键词 天敌昆虫,寄生性天敌,捕食性天敌,大量繁育,免疫抑制,发育调控,协同控害,可持续利用,生物防治

Mechanism of pest management by natural enemies and their sustainable utilization

CHEN Xue-Xin[1**] REN Shun-Xiang[2] ZHANG Fan[3] CAI Wan-Zhi[4]
ZENG Fan-Rong[5] ZHANG Wen-Qing[6]

(1. State Key Laboratory of Rice Biology and Ministry of Agriculture Key Laboratory of Agricultural Entomology, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Department of Entomology, South China Agricultural University, Guangzhou 510640, China; 3. Institute of Plant and Environmental Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 4. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 5. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 6. State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat Sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract Natural enemies are a very important element of agricultural ecosystems. Utilisation of natural enemies is a safe and effective approach to the control of insect pests and is also the future trend in pest management. We here summarize progress in research on natural enemies and their sustainable use in China as well as around the world. We point out that we should take the initiative to promote natural control in pest management programs, develop novel approaches such as the "web-based coordinated control approach" in which several pests will be simultaneously suppressed by the collective actions of several natural enemies, and finally establish self-sustaining agricultural ecosystems in which natural enemies are a fully functional part and populations of insect pests are kept at a very low level. In the future we should focus our studies in two key areas: the behavioural, physiological and molecular mechanisms of parasitism and predation by natural enemies, and how to assist natural enemies to suppress insect pests in intensive agricultural ecosystems. The following five research areas require particular attention at the different levels of gene, individual, population, community and ecosystem: (1) parasitism and predation behaviour of natural enemies and their adaptation to their host/prey, (2) the nutrient and reproductive physiological basis for the mass rearing of natural enemies, (3) the mechanism of immuno-

* 资助项目:国家重点基础研究发展计划(973 计划)(2012CB017359)。

**通讯作者,E-mail:xxchen@zju.edu.cn

收稿日期:2012-11-07,接受日期:2012-12-06

interaction between parasitoids and their hosts, (4) the ecological mechanism of pest control through the collective use of natural enemies, and (5) novel models for the biological control of pests focusing on sustainable utilization of natural enemies.

Key words natural enemy, parasitoid, predator, mass rearing, immune-suppresion, developmental arrest, coordinated control, sustainable utilization, biology control

1 引言

我国是一个农业生态环境脆弱、农林生物灾害频繁爆发的农业大国。近年来,我国主要农业害虫继续呈猖獗危害或再次爆发的态势,表现为“旧的害虫没有解决,新的害虫又爆发成灾”,而且发生面积不断扩大、危害频率增加、灾害程度加重。面对害虫持续猖獗为害,目前我国主要采用以化学防治为主的“被动应急”害虫防治策略,每年防治面积达到 50 亿多亩(次),杀虫剂用量高达 50 万吨商品制剂。农药的大量滥用和误用不仅破坏了农业生态系统的结构,降低了生物多样性,显著减弱了自然天敌的控害能力,致使害虫抗药性发展迅速,造成害虫频发和再猖獗,陷入了越用药治越难治的恶性循环;而且造成农药残留和环境污染加剧,引发食品安全问题,致使农产品出口贸易受阻,人畜中毒事件频发,严重威胁人畜健康,成为制约我国社会经济可持续发展的重大隐患。

害虫生物防治是指利用天敌昆虫等生物及其产物控制农业害虫的理论与技术体系。在自然生态系统的食物链/食物网中,害虫和天敌昆虫分别属于其第二和第三营养级上的生物,因此,天敌昆虫是自然系统内存在的害虫抑制因子,是自然界生物链/网的重要组成部分,利用自然界“相生相克”来控制害虫,是环境友好、自然和谐控制害虫方法,其实施的后果是可以预见的(DeBach and Rosen, 1991;Hajek, 2004)。

本文综合分析国内外害虫治理的历史和发展趋势,从当前的社会经济发展和社会需求出发,提出害虫治理要从“被动应急控制”转变为内部增控的“主动促进自然调节”的新思路和新理念,并展望未来发展的方向。

2 国际最新研究进展

国际上近年来在天敌昆虫控害机制及可持续利用研究方面有许多重要的突破和创新,基础研究涉及从生物学、生态学、生理学、生物化学与分子生物学等水平研究各类天敌昆虫的特性及其对害虫的控制功能,揭示天敌昆虫和害虫之间相互作用的内在规律(Morris *et al.*, 2004; Tylianakis *et al.*, 2007);而应用基础研究则利用前者的研究结果来提高各类天敌昆虫的控害能力,为实现农业害虫的可持续控制和农业的可持续发展提供支撑(Crowder *et al.*, 2010)。

2.1 天敌昆虫捕食和寄生害虫的行为与适应

天敌昆虫寻找寄主的化学通讯机制,目前的研究主要包括来自寄主害虫和寄主植物等的挥发性化合物对天敌的引诱作用、挥发物化合物活性物质的鉴定及功能确认、以及天敌昆虫和害虫对挥发物响应的协同进化以及分化、功能活性物质的田间效果验证及应用等。如不仅发现来自害虫和寄主植物的气味对天敌昆虫有引诱作用,而且靶标害虫危害可诱导植物产生种类更多含量更高的化合物,从而增强了对天敌昆虫的引诱作用(Vet and Dicke, 1992; Uma and Weiss, 2010),挖掘了一批具有应用价值的活性化合物。而从天敌昆虫寻找寄主的分子机制方面,目前主要开展的是天敌昆虫触角中气味受体蛋白(OBP)以及功能的研究,而目前嗅觉感受机制的研究主要集中在模式昆虫果蝇和蚊子,对于天敌昆虫涉及甚少(Ditzen *et al.*, 2008; Grosjean *et al.*, 2011)。

在天敌昆虫的寄主谱分化与适应方面,通过 DNA 条形码研究,澄清了部分天敌昆虫与寄主或猎物的专化性关系(Smith *et al.*, 2008)。在地理种群遗传分化方面,目前研究热点集中于某些天敌昆虫在原产地或引入地由于不同地理环境差异产生的大尺度地理种群分化的研究,如对菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae* 和阿尔蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 种群遗传结构的研究,从而在一定程度上解析了天敌昆虫控害效应的适应性分化(Baker *et al.*, 2003; Hufbauer *et al.*, 2004)。

天敌昆虫的不同物种或不同种群间对地理分布以及生态环境、人为干扰等的适应性方面与害虫相比,存在不对称/不同步的差异,因此,天敌对

害虫的控制效应往往就存在“时空错位”和“控制乏力”。采用分子生态学的方法解析天敌昆虫控害效应差异的遗传多样性和分化,有利于天敌昆虫资源的合理选育和高效利用,有助于阐析天敌昆虫控害的“时空错位”机理,也有助于深入理解气候变暖、耕作制度变革等环境条件改变对害虫和天敌昆虫的不对称性及不同步性影响。由于天敌昆虫常常是多物种协同控害,不同的资源分配利用策略提升了天敌功能团内物种的多种图式共存,是多物种联合控害最佳应用的理论基础(Finke and Snyder, 2008)。因此,研究天敌昆虫的生态位分化和资源分割利用策略及行为的调控是需要深入探索的热点。

2.2　天敌昆虫营养生理、生殖特性和繁育

天敌昆虫的营养生理方面的研究,主要是利用生理学、生物化学、分析化学等手段研究天敌昆虫生长发育和繁殖的营养获取方式、营养要素需求、营养物质的吸收和代谢转换、营养物质的资源分配和利用策略、营养平衡以及取食刺激因子等,以求解析天敌昆虫存活和繁殖的营养需求特性,阐析天敌昆虫应对可变资源环境的适应能力(Thompson, 1999; Cohen *et al.*, 2005; Hatherly *et al.*, 2009)。Visser 等(2010)发现对于绝大部分的寄生蜂来说,雌蜂成虫期不能生成产卵需要的脂肪物质,但可以通过环境外界资源进行补偿(如成蜂取食寄主、蜜源植物等)。明确天敌昆虫营养平衡需求比例和天敌昆虫营养生殖的特殊需要,有利于完善或优化天敌昆虫的人工饲料,开展人工规模化繁育。发达国家如美国在这方面走在前列,一个成功的范例是 Cohen 和他的团队研制出了草蛉规模化人工饲料和工厂化生产程序(Cohen and Smith, 1998)。

天敌昆虫生殖特性的基础研究将为天敌昆虫大量繁育的效率及其性比调控提供科学基础,这方面的研究目前最主要集中在天敌昆虫的特殊生殖方式,如孤雌生殖、多胚生殖等及性别的影响因子及其调控机制。寄生蜂的孤雌产雌生殖形成和性别调控机制目前研究主要集中于内生菌的影响,并认为内生菌诱导昆虫孤雌产雌品系的形成可能是导致同域性物种(sympatric speciation)形成的一个重要诱因(Adachi-Hagimori *et al.*, 2011)。Strand 及其团队研究了寄生蜂多胚生殖的特性、形成及机制,发现多胚生殖的胚胎分化也有品级分化(Grbic *et al.*, 1992; Harvey *et al.*, 2000; Donnell *et al.*, 2004; Giron *et al.*, 2004; Zhurov *et al.*, 2004)。Verhulst 等(2010)深入研究了丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 雌性发育过程中的关键基因及特有调控机制。

天敌昆虫大量繁殖和利用相关的一个重要研究领域是滞育机理及调控。昆虫滞育这一特性为调控天敌昆虫的生长发育、储存和延长天敌昆虫产品货架期提供了一种途径,因此滞育调控在天敌昆虫扩繁中的应用是目前天敌昆虫研究的热点之一(Denlinger, 2002)。目前昆虫滞育的研究主要集中在鳞翅目、鞘翅目、双翅目、膜翅目、半翅目、直翅目等类群,已明确滞育诱导或终止条件的昆虫达多 890 余种,其中天敌 220 余种,集中在蚜茧蜂、姬蜂、赤眼蜂、金小蜂、瓢虫、草蛉、捕食蝽、捕食螨、食蚜蝇和食蚜瘿蚊等(Hahn and Denlinger, 2011)。滞育调控在天敌昆虫扩繁中的应用是目前天敌昆虫研究的热点之一(Denlinger, 2002)。

在高投入和高产出及群落结构脆弱的农业生态系统,如设施农业中,自然天敌昆虫往往滞后于害虫发生,数量少,因此需要加大进行天敌的规模化繁育与释放,对农业生态系统进行天敌昆虫补充。目前,国际上大量的天敌被发掘出来并商品化繁育生产,世界上商品化生产的天敌 230 余种,生产企业 500 多家(van Lenteran, 2012),其中著名的公司有英国的 BCP 天敌公司和荷兰的 Koppert 天敌公司,其生产的天敌昆虫产品广泛应用于温室、果园、大田等作物害虫的控制,对害虫的生物防治起到了前所未有的作用。

2.3　寄生蜂对寄主免疫和生长发育的调控机理

寄生蜂能成功寄生害虫的关键是它们拥有的一些携带因子,包括在主动防御中发挥作用的毒液(venom)、多 DNA 病毒(polydnavirus, PDV)、畸形细胞(teratocyte)和在被动防御中发挥作用的卵巢蛋白、幼蜂胚胎分泌物等(Strand and Peck, 1995)。近 20 多年来国际上对这些因子调控寄主的分子机理的研究表明有关生理活性物质及其功能基因是未来害虫生物防治的重要资源库(Beckage and Gelman, 2004; Moreau and Guillot, 2005; Colinet *et al.*, 2010; Asgari and Rivers,

2011)。刚刚完成的 3 种金小蜂基因组序列测定分析,也为寄生蜂携带因子调控寄主免疫与生长发育的深入认识提供了新契机(Werren *et al.*, 2010)。

毒液是所有寄生蜂都携带的因子,能调控寄主的免疫反应和新陈代谢并对寄主生理、营养代谢等产生影响,导致寄主内部组织和分泌器官败育,不正常变态发育(Moreau and Guillot, 2005; Asgari and Rivers, 2011)。多 DNA 病毒是一类基因组片段化的特殊病毒,它仅在雌蜂卵巢中复制,随寄生蜂卵进入寄主体内,对寄主最显著的影响是可以抑制寄主的免疫反应,同时也能调控寄主的生长发育,使寄主通常表现出取食减少、生长发育延迟、内分泌和营养等新陈代谢紊乱等生理失常的现象(Webb and Strand, 2004)。畸形细胞是一类由寄生蜂胚胎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,能为寄生蜂幼蜂提供营养、抑制寄主免疫功能和分泌某些蛋白或因子来调节寄主体内生理环境(Dahlman, 1990; Dahlman and Vinson, 1993)。某些寄生蜂蜂卵或蜂胚胎表面覆盖的纤维层、Crp32 蛋白、*Helix pomatia* lectin 结合蛋白等可以帮助其逃避寄主的包囊反应(Corley and Strand, 2003; Hu *et al.*, 2008)。

2.4 天敌昆虫控害作用的生态学机制

从行为生态和物种进化角度,国际上已提出了不少新理论和新见解,如最优觅食理论、两性竞争、进化稳定对策等,以求解析天敌昆虫如何进行"和谐共存"和如何进行"资源最佳利用"(Krebs, 1977)。由于可利用资源的异质性和可变性,天敌昆虫如何进行寄主质量评估并"决策"一直是研究的热点(Wajnberg *et al.*, 2008)。而且,天敌昆虫竞争和功能团内捕食作用(intra-guild predation, IGP)所引起的干扰或不对称作用会影响天敌昆虫搜索的效率,影响天敌控害的总体效应。因此,对天敌如何采集和处理环境信息目前还没有透彻的了解,特别是天敌行为调控、天敌种内和种间互作与竞争还需要进一步深入研究(van Alphen *et al.*, 2003)。将博弈理论引入行为的研究,分析其行为和收益的关系,将从进化的角度阐明天敌昆虫的行为策略,为利用昆虫天敌控制有害昆虫提供了理论和实践基础。

近期在群落和生态系统层面的研究表明,天敌物种数量分布的平均度与害虫控制密切相关,平均度高时对害虫控制作用增强(Crowder *et al.*, 2010),而农业生态环境的变化改变了寄生蜂及寄主的食物网结构(Tylianakis *et al.*, 2007),常导致数量最多的关键天敌成为相对专一性种类,进而使得其它次要害虫上升为主要害虫成为可能。

由于天敌昆虫常常是多物种协同控害,不同的资源分配利用策略提升了天敌功能团内物种的多种图式共存,是多物种联合控害最佳应用的理论基础(Finke and Snyder, 2008),因此,如何从生活史角度来研究天敌昆虫的生态位分化和资源分割利用策略则是需要深入研究的热点。

农业生态系统中的其他一些非生物因子,如气候变化、农事操作(如化学农药的过量使用)等都会对农业生态系统造成高强度干扰,因此,研究天敌昆虫对这些干扰的响应及其相对与害虫而言所受到的不对称性或不同步性影响,不仅有助于明确"害虫失控"的关键因子,而且有助于明确"天敌昆虫控害乏力"的关键生态因子。如温度升高将使多数害虫的生长发育加快,体形偏小,繁殖力降低,发生时间提前,发生世代增多(Yamanaka *et al.*, 2008),提高了昆虫越冬的存活率,增加了来年的种群基数(Ge *et al.*, 2005)。CO_2浓度升高将改变农业害虫的种间竞争关系(Sun *et al.*, 2008)、通讯联系(Awmack *et al.*, 1997; Sun *et al.*, 2010)及其与寄主植物的互作关系(Stacey and Followes, 2002; Veteli *et al.*, 2002)。化学农药的过量使用、滥用或误用导致许多害虫抗药性的增加,同时对昆虫天敌产生了不对称的作用(Declan, 2011)。而不使用化学农药的有机农业种植模式,有助于恢复生态系统的功能,提高天敌物种数量的平均度,有助于增强其控害作用(Crowder *et al.*, 2010; Turnbull and Hector, 2010)。由于害虫和天敌昆虫分别处于食物链的第二和第三营养级,因此,环境条件的变化将改变天敌昆虫的行为和适应性策略,而天敌昆虫保持与害虫响应的同步性将直接决定生物防治的效果,这也是天敌昆虫生物防治应用的需要解决的关键问题。近年来,国际上昆虫对全球气候变化等环境因子响应的研究越来越多,但大部分集中在害虫,对天敌昆虫的响应机制关注较少(Stireman *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2010)。

2.5　天敌昆虫防控害虫的生物防治新模式

传统经典生物防治体系一般为单一天敌防控单一害虫的单线模式(Hajek, 2004)。但是,很多农业害虫生长周期长、种群生态结构复杂,仅仅依靠单一天敌的释放很难将其控制在经济阈值以下(Wilby and Thomas, 2002)。尽量利用占据不同生态位的天敌组合是一个值得重视的研究方向。利用多种天敌复合释放技术已经成为现代生物防治应用体系中的研究重点。

在天敌昆虫的促生与保育方面的研究主要集中在:果园和棉田中间作牧草及自然生草对天敌种群的影响;通过改变栖境(如保留特定的杂草)提高水稻等大田作物天敌所需要的资源,从而利用天敌防治害虫;利用各种"银行"植物或载体植物(banker plant)、诱集植物(trap plant)、蜜源植物(honey plant)、栖境植物或库源植物(habitat plant, shelter plant)、护卫植物(guardian plant)等对系统中的天敌昆虫进行主动调节(如引诱控害、饲养天敌、自然释放等),并提供适宜的缓存空间和补充营养以利天敌昆虫的定殖、增殖与扩散,可以大大提高天敌昆虫控制害虫的功效(Landis *et al.*, 2000; Shelton and Badense-Perez, 2006; Cook *et al.*, 2007; Lee and Heimpel, 2008; Xiao *et al.*, 2011a, 2011b)。国际上将"银行"植物(banker plant)作为一种天敌增殖和释放方法在害虫防治中应用已经有近 40 年的历史,不同时期的系统累积百余种,多种天敌如小蜂、小花蝽、捕食螨等均有应用,防治害虫主要为蚜虫、粉虱和蓟马等(Frank, 2010),在欧洲和加拿大主要天敌公司均提供 banker plant 产品。

建立现代生物防治应用模式,以生态系统的平衡发展为基础,综合考虑影响体系生态效率的各项因素,是充分发挥天敌防控功效的重要前提(Batra, 1982; van Lenteren, 1988)。在农业生态系统中发挥天敌昆虫控害效能必须考虑作物布局、景观设计等空间格局的影响(Perović *et al.*, 2010)。欧美国家已经开始建立以天敌昆虫为核心的生物防治综合生态功能体系(Dicke *et al.*, 1990)。众多生态因子,如辅助植物多样性管理、土壤腐殖质的调控、温室及保护地的量化防治策略等均作为生物防治的增强因素而加以整合(Roland and Taylor, 1997; Thies and Tscharntke, 1999; Paulitz and Bélanger, 2001)。而针对特定目标农业生态系统的结构和功能特性,制定专一对应的天敌昆虫补入管理方案,也已成为现代生物防治产业中的新兴内容而被深入研究(Bigler *et al.*, 2001)。

控害效果评价是害虫生物防治中的必要环节,是害虫生物防治措施推广应用的重要依据(van Lenteren *et al.*, 2001)。在实际的害虫生物防治过程中,影响天敌防控效果的因素有很多,例如环境因子、寄主植物、其它生物因子等(Howarth, 1991),害虫自身的特性也会影响天敌对害虫的选择性、天敌的产卵量以及性比等。然而,目前使用的方法都是建立在一些假设的或人为设计的条件下进行评价,较少综合考虑取样、条件控制、模型设计和天敌的行为学等多方面的因素(Fluck, 1990)。针对天敌昆虫的控害效果评估,仅仅停留在单一天敌-害虫-生态系统的案例式层次,尚无适用于生物防治应用实践的通用评价体系(Griffiths *et al.*, 2008)。

3　我国天敌昆虫研究现状与水平

中国是世界上天敌昆虫资源特别丰富的国家之一,天敌昆虫类群繁多。20 世纪 80 年代初,我国曾组织开展了全国农作物害虫天敌普查,挖掘和保护了一批天敌昆虫资源,为指导我国农业有害生物防控,确保农业高产优质高效提供了有力基础支撑。

在天敌繁育和田间应用方面,我国科技工作者作了大量工作,并取得了有目共睹的成绩,如创造性地利用替代寄主卵和人工卵培育赤眼蜂并在大田作物上应用成功,在国际上影响深远;利用替代猎物粉螨等饲养捕食螨防治叶螨、蓟马等小型吸汁性害虫(曾凡荣和陈红印,2009)。但总体而言,我国天敌昆虫大量繁殖释放应用于控制害虫进展缓慢,与发达国家相比差距甚大,特别是天敌的规模化繁育及与其相关的基础研究方面的不足,成为制约我们害虫生物防治应用的又一大重要瓶颈!

天敌昆虫调控害虫的生理和分子机制方面,我国对寄生蜂寄生因子(PDVs、毒液和畸形细胞)的研究起步较晚,但是瞄准国际相关研究领域的动态,建立了以小菜蛾、菜粉蝶、玉米螟及其寄生蜂等具有自身研究特色的研究体系,而且与国际同行开展广泛的合作研究,发表了大量的学术论

文(Chen *et al.*, 2007, 2008, 2011; Yu *et al.*, 2007; Huang *et al.*, 2008, 2009; Shi *et al.*, 2008a,2008b,2008c; Wu *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2008; Bai *et al.*, 2009; Fang *et al.*, 2011),就研究水平而言,与国际同行相比尚存在差距,经过近20年的努力,已经从模仿、追踪国外同类研究发展到具有很强国际竞争力的阶段,发展态势强劲,有望新突破。

我国在天敌昆虫控害的生态学机制方面也取得了一些成绩(Wei *et al.*, 2007, 2010; Zhang *et al.*, 2010),但总体上基础研究还比较薄弱,天敌与主要害虫、天敌种内及种间的化学通讯机制的研究多数仍集中于植物被害虫危害后的挥发性物质的鉴定、后次生化合物的变化及其对天敌的影响、诱导抗虫性的系统性等现象的观察等,而国外则对互作关系中的诱导因子、信号传导、基因表达、生物合成等机制方面进行了更为深入的研究。

我国在利用天敌昆虫进行生物防治实践方面做过许多工作(包建中和古德祥,1998)。主要是针对保护地蔬菜、果园以及大田作物中的鳞翅目、同翅目等主要害虫的生物防治应用研究。但是在田间应用中,一直缺乏天敌昆虫繁殖和释放的技术标准及指标,而防控系统也多局限于单一食物链结构,技术简一。随着我国农业种植结构的调整和栽培模式的改变,特别是绿色农业快速发展,天敌昆虫的应用势必需要向多种天敌复合释放以及释放与回收相结合等方向发展,并建立量化生产标准体系和释放应用模式。

4 未来研究发展方向

基于国内外研究进展与发展趋势,未来应围绕"天敌昆虫调控害虫的内在机制"和"天敌昆虫在农业生态系统中持续发挥作用的生态学基础和途径"两大科学问题,以天敌昆虫持续控害机制为主线,通过解析不同作物生态系统中优势天敌昆虫种类的遗传特征及其食物网,阐明优势天敌昆虫种类的营养生理、生殖生理和繁育、寄生性天敌昆虫与害虫互作的生理和分子机制、天敌昆虫间互作及协同控制害虫的行为机制,揭示天敌昆虫对不同环境因子(农药、作物、农田景观格局等)的生态响应机制,提出发挥天敌昆虫效能的害虫可持续控制的新理论和新方法,提升我国有害生物防控的原始创新和集成创新能力。重点研究以下5个方面:

(1)天敌昆虫寄生和捕食害虫的行为与适应机制 研究我国粮食、蔬菜和果树作物系统中可利用的天敌昆虫,寻找和发现害虫的化学因子及化学通讯机制,捕食或寄生行为的多样性及食性或寄主适应性分化规律,解析天敌昆虫种群遗传结构和地理种群分化,为优势天敌昆虫的选育及保护利用提供理论基础。

(2)天敌昆虫大量繁育的营养与生殖生理基础 研究优势天敌昆虫种类的营养生理、生殖特性及滞育机制,解决重要天敌的人工繁育和储存等过程中基础科学问题,从根本上解决一批优势天敌工厂化繁殖的瓶颈,研究和开发出一系列重要天敌昆虫的大量繁殖技术,为天敌昆虫人工繁育和产业化发展提供理论指导和技术支撑。

(3)寄生性天敌昆虫与寄主互作的免疫机制 研究寄生性天敌昆虫调控害虫的生理和分子机制,从微观的角度研究寄生蜂进入害虫体内后逃避或抑制寄主的免疫反应、调控寄主的发育和营养等重要生理过程,分别探明毒液、PDV和畸形细胞等寄生蜂携带因子的特性及其协同控害作用,从分子水平上阐明寄生性天敌调控寄主的机制,发掘一批具有生物防治潜能的寄生蜂控害的关键基因或关键活性物质,为发展害虫生物防治新途径和新方法提供基础科学依据。

(4)天敌昆虫协同控害的生态学机制 研究天敌昆虫种内和种间互作与竞争的生态学规律和协同控害的行为机制,在作物水平上明确化学农药等农业措施和环境因子对天敌昆虫发挥效能的影响规律,在农业景观水平上明确作物布局、植物多样性等对天敌保护与利用的作用,揭示天敌昆虫控制害虫的生态学机制,形成和发展天敌昆虫与害虫对农业生态环境适应的新理论,为发展关键害虫的优势天敌组合控害技术、发挥天敌昆虫在田间持续控害作用等提供理论依据和实践指导。

(5)天敌昆虫可持续利用的生物防治新模式 研究天敌昆虫的复合释放、增殖与保育和助迁等措施的关键技术基础,提出天敌昆虫保护和持续利用的新方法和新策略,创新多种天敌昆虫协同控制多种害虫的"网式协同调控"新途径,建立天敌昆虫控害效能评价体系,整合利用各种生物防治的增强因素,优化技术措施,创建以天敌昆虫

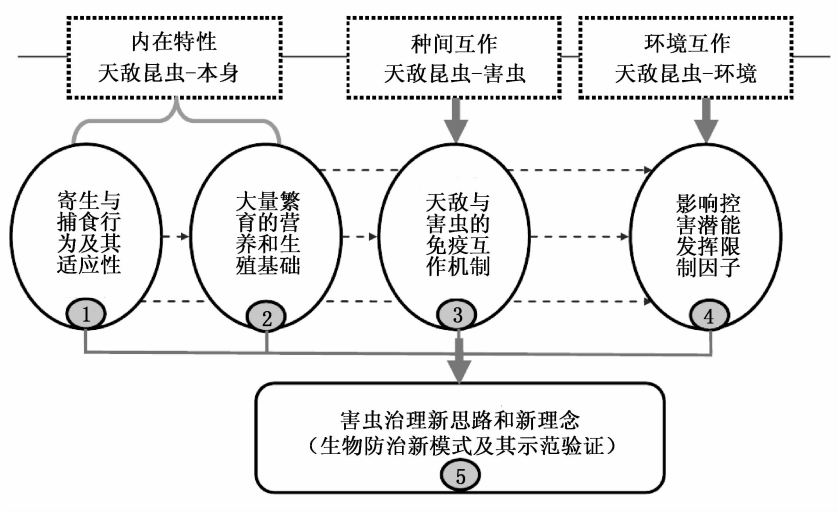


图 1　未来研究发展的方向

Fig. 1　The future trend of pest managemen

为核心的、适合不同农业生态系统重要作物害虫的高效、可持续的生物防治新模式,并进行评价示范。

总之,未来的研究如图 1 所示,将以天敌昆虫为核心,以天敌昆虫所特有的内在特性、天敌昆虫与害虫互作以及影响天敌发挥作用的环境生态因子 3 个层面为主线,各个研究方向之间各有侧重点,又紧密联系,最终目标是揭示天敌昆虫控制害虫的的分子、生理与行为生态机制,发展基于天敌昆虫控制作用的自然调控害虫的新技术和新方法,创新多种天敌昆虫协同控制多种害虫的"网式协同调控"新途径,为实现从"被动应急控制"转变为"主动促进自然调控"的害虫防治理念奠定科学基础,并服务于国家需求。

参考文献(References)

Adachi-Hagimori T, Miura K, Abe Y, 2011. Gene flow between sexual and asexual strains of parasitic wasps: a possible case of sympatric speciation caused by a parthenogenesis-inducing bacterium. *J. Evol. Biol.*, 24(6):1254 – 1262.

Asgari S, Rivers DB, 2011. Venom proteins from endoparasitoid wasps and their role inhost-parasite interactions. *Annu. Rev. Entomol.*, 56:313 – 335.

Awmack CS, HarringtonR, Leather SR, 1997. Host plant effects on the performance of the aphid *Aulacorthum solani* (Kalt.) (Homoptera:Aphiididae) at ambient and elevated CO_2. *Glob. Chang. Biol.*, 3:545 – 549.

Bai SF, Cai DZ, Li X, Chen XX, 2009. Parasitic castration of *Plutella xylostella* larvae induced by polydnaviruses and venom of *Cotesia vestalis* and *Diadegma semiclausum*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 70(1):30 – 43.

Baker DA, Loxdale HD, Edward OR, 2003. Genetic variation and founder effects in the parasitoid wasp, *Diaeretiella rapae* (M'intosh) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiidae), affecting its potential as a biology control agent. *Mol. Ecol.*, 12(12):3303 – 3311.

Batra SWT, 1982. Biology control in agroecosystems. *Science*, 215(4529):134 – 139.

Beckage NC, Gelman DB, 2004. Wasp parasitoid disruption of host development:implications for new biologically based strategies for insect control. *Annu. Rev. Entomol.*, 49:229 – 330.

Bigler F, Babendreier D, Kuhlmann U, 2001. Environmental impact of invertebrates in biology control of arthropods: Methods and risk assessment. Wallingford, UK:CAB Int. 300.

Chen YF, Gao F, Ye XQ, Wei SJ, Shi M, Zheng HJ, Chen XX, 2011. Deep sequencing of *Cotesia vestalis* bracovirus reveals the complexity of a polydnavirus genome. *Virology*, 414(1):42 – 50.

Chen YF, Shi M, Huang F, Chen XX, 2007. Characterization of two genes of *Cotesia vestalis* polydnavirus and their expression patterns in the host *Plutella xylostella*. *J. Gen. Virol.*, 88(12):3317 – 3322.

Chen YF, Shi M, Huang F, Chen XX, 2008. Characterization of an IκB-like gene in *Cotesia vestalis* polydnavirus. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 68(2):71

– 78.

Cohen AC, Smith LK, 1998. A new concept in artificial diets for *Chrysoperla rufilabris* : the efficacy of solid diets. *Biol. Control*, 13(1):49 – 54.

Cohen AC, Zeng F, Crittenden P, 2005. Adverse effects of raw soybean extract in artificial diet on survival and growth of *Lygus hesperus* Knight. *J. Entomol. Sci.*, 40(4):390 – 400.

Colinet D, Schmitz A, Cazes D, Gatti JL, Poirie M, 2010. The origin of intraspecific variation of virulence in an eukaryotic immune suppressive parasite. *PLoS Path.*, 6(11):e1001206.

Cook SM, Khan ZR, Pickett JA, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52:375 – 400.

Corley LS, Strand MR, 2003. Evasion of encapsulation by the polyembryonic parasitoid *Copidosoma floridanum* is mediated by a polar body-derived extraembryonic membrane. *J. Invertebr. Pathol.*, 83(1):86 – 89.

Crowder DW, Northfield TD, Strand MR, Snyder WE, 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466(7302):109 – 112.

Dahlman DL, 1990. Evaluation of teratocyte functions: An overview. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 13(3/4):159 – 166.

Dahlman DL, Vinson SB, 1993. Teratocytes: developmental and biochemical characteristics//Beckage NE, Thompson SN, Federici BA (eds.). Parasites and Pathogens of Insects, Vol. 1. Academic Press, New York, NY. 145 – 165.

DeBach P, Rosen D, 1991. Biology Control by Natural Enemies. Cambridge University Press, New York, USA. 1 – 443.

Declan B, 2011. Mosquitoes score in chemical war. *Nature*, 475:19.

Denlinger DL, 2002. Regulation of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 47:93 – 122.

Dicke M, Sabelis MW, Takabayashi J, Bruin J, Posthumus MA, 1990. Plant strategies of manipulating predator prey interactions though allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 16(11):3091 – 3119.

Ditzen M, Pellegrino M, Vosshall LB, 2008. Insect odorant receptors are molecular targets of the insect repellent DEET. *Science*, 319(5871):1838 – 1842.

Donnell DM, Corley LS, Chen G, Strand MR, 2004. Caste determination in apolyembryonic wasp involves inheritance of germ cells. *PNAS*, 101(27):10095 – 10100.

Fang Q, Wang F, Gatehouse JA, Gatehouse AMR, Chen XX, Hu C, Ye GY, 2011. Venom of parasitoid, *Pteromalus puparum*, suppresses host, *Pieris rapae*, immune promotion by decreasing host C-type Lectin gene expression. *PLoS ONE*, 6(10):e26888.

Finke DL, Snyder WE, 2008. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science*, 321(5895):1488 – 1489.

Fluck F, 1990. Evaluation of natural enemies forbiology control: A behavioral approach. *Trends Ecol. Evol.*, 5(6):196 – 199.

Frank SD, 2010. Biology control of arthropod pests using banker plant systems: past progress and future directions. *Biol. Control*, 52(1):8 – 16.

Ge F, Chen FJ, Parajulee MN, Yardim EN, 2005. Quantification of diapausing fourth generation and suicidal fifth generation cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*, in cotton and corn in northern China. *Entomol. Exp. Appl.*, 116(1):1 – 7.

Giron D, Dunn D, Hardy ICW, Strand MR, 2004. Aggression by polyembryonic wasp soldiers correlates with kinship but not resource competition. *Nature*, 430:676 – 679.

Grbic M, Ode PJ, Strand MR, 1992. Sibling rivalry and brood sex ratios in polyembryonic wasps. *Nature*, 360(7424):254 – 256.

Griffiths GJK, Holland JM, Bailey A, Thomas MB, 2008. Efficacy and economics of shelter habitats for conservationbiology control. *Biol. Control*, 45(2):200 – 209.

Grosjean Y, Rytz R, Farine JP, Abuin L, Cortot J, Jefferis GSXE, Benton R, 2011. An olfactory receptor forfood-derived odours promotes male courtship in *Drosophila*. *Nature*, 478(7368):236 – 240.

Hahn DA, Denlinger DL, 2011. Energetics of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 56:103 – 121.

Hajek AE, 2004. Natural Enemies: An Introduction to Biology Control. Cambridge University Press, New York, USA. 1 – 379.

Harvey JA, Corley LS, Strand MR, 2000. Competition induces adaptive shifts in caste ratios of a polyembronic wasp. *Nature*, 406:183 – 186.

Hatherly IS, Pedersen BP, Bale JS, 2009. Effect of host plant, prey species and intergenerational changes on the prey preferences of the predatory mirid *Macrolophus caliginosus*. *Biocontrol*, 54(1):35 – 45.

Howarth FG, 1991. Environmental impacts of classical biology

control. *Annu. Rev. Entomol.*, 36:485 – 506.

Hu J, Yu XQ, Fu WJ, Zhang WQ, 2008. Embryos of the polyembryonic wasp *Macrocentrus cingulum* evade encapsulation of its host *Ostrinia furnacalis* by a *Helix pomatia* lectin binding protein on the extraembryonic membrane. *Devel. Comp. Immunol.*, 32(4):356 – 364.

Huang F, Shi M, Chen YF, Cao TT, Chen XX, 2008. Oogenesis of *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its associated polydnavirus. *Microsc. Res. Techniq.*, 71(9):676 – 683.

Huang F, Shi M, Yang YY, Li JY, Chen XX, 2009. Changes in hemocytes of *Plutella xylostella* after parasitism by *Diadegma semiclausum*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 70(3):177 – 187.

Hufbauer RA, Bogdanowicz SM, Harrison RG, 2004. The population genetics of abiology control introduction: mitochondrial DNA and microsatellie variation in native and introduced populations of *Aphidus ervi*, a parasitoid wasp. *Mol. Ecol.*, 13(2):337 – 348.

Krebs J, 1977. Optimal foraging: theory and experiment. *Nature*, 268:583 – 584.

Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45:175 – 201.

Lee JC, Heimpel GE, 2008. Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *J. Anim. Ecol.*, 77(3):565 – 572.

Moreau SJM, Guillot S, 2005. Advances and prospects on biosynthesis, structures and functions of venom proteins from parasitic wasps. *Mol. Biol.*, 35(11):1209 – 1223.

Morris RJ, Lewis OT, Godfray HCJ, 2004. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature*, 428:310 – 313.

Paulitz TC, Bélanger RR, 2001. Biology control in greenhouse system. *Annu. Rev. Entomol.*, 39:101 – 133.

Perović DJ, Gurr GM, Raman A, Nicol HI, 2010. Effect of landscape composition and arrangement onbiology control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biol. Control*, 52(3):263 – 270.

Roland J, Taylor PD, 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 386: 710 – 713.

Shelton AM, Badenes-Perez FR, 2006. Concepts and applications of trap cropping in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 51:285 – 308.

Shi M, Chen YF, Huang F, Liu PC, Zhou XP, Chen XX, 2008a. Characterization of a novel gene encoding ankyrin repeat domain from *Cotesia vestalis* polydnavirus (CvBV). *Virology*, 375(2):374 – 382.

Shi M, Chen YF, Huang F, Zhou XP, Chen XX, 2008b. Characterization of a novel *Cotesia vestalis* polydnavirus (CvBV) gene containing ser-rich motif expressed in *Plutella xylostella* larvae. *BMB Reports*, 41(8):587 – 592.

Shi M, Chen YF, Yao Y, Huang F, Chen XX, 2008c. Characterization of a protein tyrosine phosphatase gene CvBV202 from *Cotesia vestalis* polydnavirus (CvBV). *Virus Genes*, 36(3):595 – 601.

Smith MA, Rodriguez JJ, Whitfield JB, Deans AR, Janzen DH, Hallwachs W, Hebert PDN, 2008. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by interative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *PNAS*, 105(34):12359 – 12364.

Stacey DA, Fellowes ME, 2002. Influence of elevated CO_2 on interspecfic interactions at higher trophic levels. *Glob. Chang. Biol.*, 8(7):668 – 678.

Stireman JO III, Dyer LA, Janzen DH, Singer MS, Lill JT, Marquis RJ, Ricklefs RE, Gentry GL, Hallwachs W, Coley PD, Barone JA, Greeney FG, Connahs H, Morais HC, Diniz IR, 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillar: Implications of global warming. *PNAS*, 102 (48):17384 – 17387.

Strand MR, Pech LL, 1995. Immunological compatibility inparasitoid-host relationships. *Annu. Rev. Entomol.*, 40: 31 – 56.

Sun YC, Chen FJ, Ge F, 2008. Elevated CO_2 changes interspecific competition among three species of wheat aphids: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, *and Schizaphis graminum*. *Environ. Entomol.*, 38(1):26 – 34.

Sun YC, Su JW, Ge F, 2010. Elevated CO_2 reduces the response of *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) to alarm pheromone. *Agricult. Ecosyst. Environ.*, 135(1/2): 140 – 147.

Thies C, Tscharntke T, 1999. Landscape structure andbiology control in agroecosystems. *Sciences*, 285(5429): 893 – 895.

Thompson SN, 1999. Nutrition and culture of entomophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 44:561 – 592.

Turnbull LA, Hector A, 2010. How to get even with pests. *Nature*, 466(7302):36 – 37.

Tylianakis JM, Tscharntke T, Lewis OT, 2007. Habitat modification alters the structure of tropicalhost-parasitoid food webs. *Nature*, 445:202 – 205.

Uma DB, Weiss M, 2010. Chemical mediation of prey recognition byspider-hunting wasps. *Ethology*, 116(1):85

– 95.

van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G, 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends Ecol. Evol.*, 18(2):81 – 87.

van Lenteren JC, 1988. Biological and integrated pest control in greenhouse. *Annu. Rev. Entomol.*, 33:239 – 269.

van Lenteren JC, 2012. The state of commercial augmentativebiology control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57(1):1 – 20.

van Lenteren JC, Bale J, Bigler F, Hokkanen HMT, Loomans AJM, 2001. Assessing risks of releasing exoticbiology control agents of arthropods pest. *Annu. Rev. Entomol.*, 51:609 – 654.

Verhulst EC, Beukeboom LW, van de Zande L, 2010. Maternal control of haplodiploid sex determination in the wasp *Nasonia*. *Science*, 328 (5978):620 – 623.

Vet LEM, Dicke M, 1992. Ecology of inforchemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*, 37:141 – 172.

Veteli TO, Kuokkanen K, Julkunen-Tiitto R, Roininen H, Tahvanainen J, 2002. Effects of elevated CO_2 and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Glob. Chang. Biol.*, 8(12):1240 – 1252.

Visser B, Lann CL, den Blanken FJ, Harvey JA, van Alphen JJM, Ellers J, 2010. Loss of lipid synthesis as an evolutionary consequence of a parasitic lifestyle. *PNAS*, 107 (19):8677 – 8682.

Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen JJM, 2008. Behavioral Ecology of Insect Parasitoids. Willey- Blackwell, London, UK. 1 – 464.

Webb BA, Strand MR, 2004. The biology and genomics of polydnaviruses//Gilbert LI, Iatrou K, Gill SS (eds.). Comprehensive Molecular Insect Science, Vol. 6. Elsevier, San Diego, USA. 323 – 360.

Wei JN, Wang L, Zhao J, Li CY, Ge F, Kang L, 2010. Ecologicaltrade-offs between jasmonic acid-dependent direct and indirect plant defences in tritrophic interactions. *New Phytol.*, 189(2):557 – 567.

Wei JN, Wang L, Zhu J, Zhang S, Nandi OI, Kang L, 2007. Plants attract parasitic wasps to defense themselves against insect pests by releasing hexenol. *PLoS ONE*, 2 (9):e852.

Werren JH, Richards S, Desjardins CA, Niehuis O, Gadau J, Colbourne JK, the Nasonia Genome Working Group, 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species. *Science*, 15 (5963):343 – 348.

Wilby A, Thomas MB, 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecol. Lett.*, 5(3):353 – 360.

Wu ML, Ye GY, Zhu JY, Chen XX, Hu C, 2008. Isolation and characterization of an immunosuppressive protein from venom of the pupa-specific endoparasitoid *Pteromalus puparum*. *J. Invertebr. Pathol.*, 99(2):186 – 191.

Xiao YF, Chen JJ, Cantliffe D, Mckenzie C, Houben K, Osborne LS, 2011a. Establishment of papaya banker plant system for parasitoid, *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphilidae) against *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in greenhouse tomato production. *Biol. Control*, 58(3):239 – 247.

Xiao YF, Osborne LS, Chen JJ, Mckenzie C, Houben K, Irizarry F, 2011b. Evaluation of corn plant as potential banker plant for supporting predatory gall midge, *Feltiella acarisuga* (Diptera: Cecidomyiidae) against *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) in greenhouse vegetable production. *Crop Protrct.*, 30(12):1635 – 1642.

Yamanaka T, Tatsuki S, Shimada M, 2008. Adaptation to the new land or effect of global warming? Anage-structured model for rapid voltinism change in an alien lepidopteran pest. *J. Anim. Ecol.*, 77:585 – 596.

Yu RX, Chen YF, Chen XX, Huang F, Lou YG, Liu SS, 2007. Effects of venom/calyx fluid from the endoparasitic wasp *Cotesia plutellae* on the hemocytes of its host *Plutella xylostella* in vitro. *J. Insect Physiol.*, 53(1):22 – 29.

Zhang S, Wei JN, Kang L, 2010. Functional synchronization of biological rhythms in a tritrophic system. *PLoS ONE*, 5 (6):e11064.

Zhu JY, Ye GY, Hu C, 2008. Molecular cloning and characterization of acid phosphatase in venom of the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Toxicon*, 51 (8):1391 – 1399.

Zhurov V, Terzin T, Grbić M, 2004. Early blastomere determines embryo proliferation and caste fate in a polyembryonic wasp. *Nature*, 432(7018):764 – 769.

包建中, 古德祥, 1998. 中国生物防治. 太原: 山西科学技术出版社. 1 – 664.

曾凡荣, 陈红印, 2009. 天敌昆虫饲养系统工程. 北京: 中国农业科技术出版社. 1 – 287.