



李浩森, 庞虹. 新一代生物防治及其在天敌瓢虫中的研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (3): 613–622.

新一代生物防治及其在天敌瓢虫中的研究进展

李浩森, 庞虹*

(中山大学生命科学学院/生态学院, 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275)

摘要: 生物防治是一种利用自然天敌控制有害生物的手段。当前生物防治的发展面临着使用成本高和效果不稳定的两大难题。这要求我们更精准地选育和释放天敌。随着测序技术的进步, 学界提出了新一代生物防治 (Next Generation Biological Control), 旨在利用遗传学和基因组学来认识天敌昆虫种下水平的多样性和变异规律, 以此优化天敌昆虫的选育和释放效果评估。天敌瓢虫是生物防治的重要成员, 但它们使用风险大、商品资源少, 而新一代生物防治有望提升它们的使用效果。本文介绍新一代生物防治的提出过程和具体内容, 以及近几年来该领域在天敌瓢虫中的研究案例, 讨论新一代生物防治在我国国情下的发展方向。

关键词: 生物防治; 遗传学; 基因组学; 瓢虫

中图分类号: Q965; S89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 03-0613-10

Next generation biological control and its research progress in predatory ladybird beetles

LI Hao-Sen, PANG Hong* (State Key Lab of Biocontrol, School of Life Sciences / School of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Biological control is a method of pest control using natural enemies. Currently, biological control uses are facing two major issues, including high cost and unstable effect. Thus, more accurate breeding and release strategies are needed. With the development of sequencing technology, the “Next Generation Biological Control” was put forward, which advocated using genetic and genomic method to understand pattern of intraspecific diversity and variation of biological control agents, for the purpose of optimizing selective breeding and release evaluation in biological control programs. Predatory ladybird beetles are important members of biological control. However, their use will bring high risk to local environment, and their commercial products are rare. Thus, researches on Next Generation Biological Control are expected to improve the use of predatory ladybirds. This review first introduced how Next Generation Biological Control was raised and what it refers to. Then, several research cases of Next Generation Biological Control in predatory ladybird beetles were introduced. Finally, the future direction of Next Generation Biological Control in China was discussed.

Key words: Biological control; genetics; genomics

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31702012, 31970439); 国家重点研发计划专项 (2017YFD0201000); 广东省自然科学基金项目 (2021A1515011051); 广州市科技计划项目 (201904020041, 202102020818)

作者简介: 李浩森, 博士, 研究方向为动物生态与进化, E-mail: hslj_njau@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 庞虹, 博士, 教授, 研究方向为昆虫分类与系统进化以及天敌昆虫资源研究与利用, E-mail: lsshpan@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-05-08; 接受日期 Accepted: 2021-05-28

1 新一代生物防治

1.1 生物防治历史和现状

生物防治是一种利用自然天敌控制有害生物的手段,它对环境相对友好,对人畜健康无害,是有机农业中的重要策略。利用天敌控制害虫早在我国晋代就有记载(Liu *et al.*, 2014)。随着人类活动的全球化,农林业有害生物的跨国、跨洲入侵变得频繁。当本地天敌的多样性不足以控制入侵的有害生物时,就需要引进和释放外来天敌。1888年,澳洲短角瓢虫 *Novius cardinalis* (原澳洲瓢虫,唐雪飞等, 2021), 被引进至美国并成功控制了在当地入侵的柑橘吹绵蚧 *Icerya purchasi*。澳洲短角瓢虫的成功对生物防治产生巨大的影响,拉开了现代生物防治的序幕,从此大量天敌被人类引进、饲养和释放(Caltagirone and Douth, 1989)。现代生物防治可以分为三种形式,包括保护生物防治(Conservation biological control),通过保护本地天敌的措施来提升天敌的数量和控害能力;经典生物防治(Classical biological control),通过引进外来天敌,使之在本地定殖并长期控制害虫种群;加强生物防(Augmentative biological control),通过短期大量释放商品化的本地或外来天敌去快速控制害虫(De Clercq *et al.*, 2011)。

当今,随着人口压力的进一步增加和农业生态环境的变化,生物防治面临两大问题。一是使用成本高。在集约化的农业生产下,天敌的使用通常是通过加强生物防治的形式,即将天敌制作成商品并在指定的区域大规模释放。受天敌饲养和保存技术的制约,天敌商品的生产过程中需要大量的物质资源和劳动力去维持三级营养关系(植物-猎物/宿主-天敌)(De Clercq, 2004)。相比之下,杀虫剂的生产和使用成本要低得多,见效也相对较快。从1940年代的有机合成杀虫剂诞生和推广开始,化学防治成为害虫防治的最主要方法。

二是天敌使用效果不稳定。天敌在农业生态环境下面临着生物的(如猎物、捕食者)与非生物的(如气候、杀虫剂)等因素的挑战。一方面,天敌可能无法应对这些挑战而难以发挥控害效果。例如天敌昆虫与杀虫剂的使用难以兼容,因为天敌昆虫会连同害虫一起被杀虫剂毒杀(Hoy, 1986; Spollen and Hoy, 1992)。另一方面,天敌也

可能过度干预本地生态。为控制全球化的害虫,经典生物防治和加强生物防治均涉及外来天敌的引进和释放。其中,迁移能力强、食谱或宿主范围较广的外来天敌容易对本地生态带来负面影响(Louda *et al.*, 2003; van Lenteren *et al.*, 2006)。正因如此,以生物防治为目的而引进外来天敌的行为被部分环保人士称为“有计划的生物入侵”(Abram and Moffat, 2018)。此外,天敌会在多变的农业生态下快速进化,给它们的使用带来不稳定的因素(Wright and Bennett, 2017)。考虑到外来天敌使用的风险性,2010年的名古屋《生物多样性公约》限制了天敌资源的引进(Cock *et al.*, 2010),生物防治的应用受到了严重的冲击。

1.2 新一代生物防治的提出

上述生物防治问题的根本,是天敌昆虫粗放管理与粮食和环境安全需求日益增加之间的矛盾。因此,解决的办法是精细化天敌的释放前、释放与释放后管理。这种精细化管理需要打破传统对天敌对象的认识,即选育或释放的对象不但是不同的物种,而且还是同一物种下的不同种群或品系(Lommen *et al.*, 2017)。例如为控制入侵北美的杂草,通过从该杂草的原产地澳新区引进与入侵杂草匹配的天敌瘦螬种群,以期达到最佳控害效果(Goolsby *et al.*, 2006)。又如研究释放后的天敌瓢虫种群变异规律,有助评估经典和加强生物防治对本地环境的长期影响(Kajita *et al.*, 2012)。

测序技术的快速发展,让更多科研单位能承受非模式生物的测序成本。在此机遇下,全球多个科研单位开展了天敌昆虫的基因功能、实验进化和人工选择研究,为天敌昆虫的精细化管理奠定了坚实的理论基础。2014年,欧洲多家科研和企业单位联合开展了名为“Breeding Insects for Next Generation Biological Control”(简称“BINGO”)的研究和培训项目,旨在充分量化描述和利用天敌的遗传多样性,以提升生物防治的服务质量。由此提出“Next Generation Biological Control”(新一代生物防治)的观念,其涵义是利用遗传学和基因组学来精准化管理生物防治(Le Hesran *et al.*, 2019; Leung *et al.*, 2020)。2017年,我国国家重点研发计划专项“化学肥料和农药减施增效综合技术研发”开展研究课题“天敌昆虫防控技术及产品研发”,同样涉及利用遗传学和基因组学优化天敌昆虫资源挖掘、选育、生产和释

表 1 生物防治发展历史时间线
Table 1 A brief history of biological control

时间(年) Time	事件 Events
1800s 之前	局部的、零星的记载。最早记载中国晋代使用黄猢蚁 <i>Oecophylla smaragdina</i> 控制柑橘害虫。 Local and sporadic records. <i>Oecophylla smaragdina</i> was first recorded to control citrus pests in Jin Dynasty of China.
进入现代生物防治时期 Entering the period of modern biological control	
1800s – 1900s	全球化进程加快。例如欧洲殖民者在美国加州种植柑橘，但遭受来自澳大利亚的柑橘吹绵蚧的危害。 The process of globalization was accelerating. For example ,European colonists planted oranges in California ,but suffered from <i>Icerya purchasi</i> from Australia.
1888 – 1889	美国农业部引进澳洲短角瓢虫 <i>Novius cardinalis</i> , 成功控制美国加州的柑橘吹绵蚧。 The Department of Agriculture of the United States introduced <i>Novius cardinalis</i> , to control <i>Icerya purchasi</i> in California.
1889 – 1940s	全球天敌被广泛引进、饲养和释放。Global natural enemies were widely introduced ,raised and released.
1940s – 1960s	有机合成杀虫剂推广使用，生物防治遭遇低潮。The popularization of organic synthetic insecticides and the low tide of biological control.
1960s	《寂静的春天》发表，更多公众了解有机合成杀虫剂过度使用的问题。联合国粮农组织提出害虫综合防治，生物防治重新受到重视。“Silent Spring” published ,more public understood of the problem of overuse of organic synthetic pesticides. The United Nations Food and Agriculture Organization (FAO) had put forward the Integrated Pest Control (IPM) ,and biological control had been paid more attention.
新一代生物防治萌芽 Birth of next generation biological control	
1986	选育捕食螨抗药品系的工作发表 (Hoy ,1986) 。这是首次发表从种下水平筛选优良天敌的工作。 The breeding of mite predator resistance drug line was published (Hoy ,1986) . This was the first report on the screening of excellent natural enemies at the subspecies level.
1980s – 2000s	异色瓢虫 <i>Harmonia axyridis</i> 在欧美定殖和快速扩散，并攻击非靶标生物。天敌入侵演变的问题受到重视。 <i>Harmonia axyridis</i> colonizes and spreads rapidly in Europe and America , and attacked non target organisms. Attention had been paid to the evolution of natural enemy invasion.
1993	首次考虑天敌遗传变异对生物防治效果影响，并提出对天敌的遗传管理 (Hopper <i>et al.</i> ,1993) 。 The effect of genetic variation of natural enemies on biological control was considered for the first time ,and genetic management of natural enemies was proposed (Hopper <i>et al.</i> ,1993) .
1996 – 2003	欧洲多位学者先后提出引进天敌对本地环境的风险 (Simberloff and Stiling ,1996; De Clercq ,2002; Louda <i>et al.</i> ,2003) 。Many European scholars had proposed the risk of introducing natural enemies to the local environment (Simberloff and Stiling ,1996; De Clercq ,2002; Louda <i>et al.</i> ,2003) .
2003	提出天敌引进前的环境风险评估 (van Lenteren <i>et al.</i> ,2003) 。Environmental risk assessment before the introduction of natural enemies was proposed (van Lenteren <i>et al.</i> ,2003) .
2010	名古屋《生物多样性公约》通过，限制了天敌资源的跨国引进。The adoption of the convention on “Biological Diversity” in Nagoya limits the transnational introduction of natural enemy resources.
2012	《Evolutionary Applications》期刊出版专题论文集 “Evolution and biological control” (Roderick <i>et al.</i> ,2012) , 关注天敌的进化问题。The special issue “evolution and biological control” (Roderick <i>et al.</i> , 2012) was published in “Evolutionary Applications” ,focusing on the evolution of natural enemies.

续表 1 Continued table 1

时间(年) Time	事件 Events
2014 – 2019	欧洲执行项目 “Breeding Insects for Next Generation Biological Control”，首次提出 “新一代生物防治”。The European implemented project “Breeding Insects for Next Generation Biological Control” and put forward “Next Generation Biological Control” for the first time.
2017 – 2021	我国执行国家重点研发计划 “天敌昆虫防控技术及产品研发”，旨在优化天敌资源挖掘、选育、生产和释放等关键技术。China implemented the national key R & D plan “natural enemy insect control technology and product R & D”，aiming at optimizing the key technologies of natural enemy resource mining ,breeding ,production and release.
2019	《Entomologia Experimentalis et Applicata》期刊出版专题论文集 “Next generation biological control” (Le Hesran <i>et al.</i> ,2019) ，发表多篇利用天敌种内遗传多样性、人工选择和分子工具提升生物防治效果的研究论文。The special issue “Next generation biological control” (Le hesran <i>et al.</i> ,2019) was published in “Entomologia Experimentalis et Applicata”，which published many research papers on improving biological control effect by using intraspecific genetic diversity of natural enemies ,artificial selection and molecular tools.

放等关键技术。根据 BINGO 项目计划和其相关的理论研究论文 (Lommen *et al.* ,2017; Le Hesran *et al.* ,2019; Leung *et al.* ,2020) ，新一代生物防治的主要研究内容有：(1) 认识天敌在生物防治中的遗传变异规律；(2) 选择适合的性状，并认识其背后的遗传机制；(3) 评估该性状在种下水平的多样性；(4) 用合适的方法选育具备指定性状的天敌品系；(5) 在大量饲养和繁殖过程中保持该性状。现阶段，大部分研究仍以 (1) 和 (2) 的现象认识为主。下面将以天敌瓢虫为例，介绍新一代生物防治的研究进展。

2 天敌瓢虫在生物防治中的遗传变异

天敌瓢虫往往对害虫取食量大，控害见效快，是生物防治中重要的成员。至今已报道 212 种瓢虫用于经典和加强生物防治项目 (Rondoni *et al.* , 2020) 。但是在近 20 年来，由于一些天敌瓢虫的非靶标攻击等入侵性状逐渐显现，出于天敌对本地生态风险的考虑，天敌瓢虫的使用已被严重限制。例如欧洲的 BioBest (www.biobestgroup.com) 和 Koppert (www.koppert.com) 的天敌瓢虫货架上仅剩孟氏隐唇瓢虫 *Cryptolaemus montrouzieri*、二星瓢虫 *Adalia bipunctata* 和小黑瓢虫 *Delphastus catalinae* 三种。天敌瓢虫使用的风险和有限的可用资源，使得对它们优良品系的选育尤为迫切。

天敌的入侵演变往往经历了种群遗传变异的过程。生物防治活动的强干预会对天敌产生较剧烈的遗传变异动力，包括隔离 (Isolation) ，即人类引进而阻断了种群间的交流；漂变 (Drift) ，主要是天敌引进后小种群的瓶颈效应和最初定殖时的奠基者效应；基因流 (Gene flow) ，主要是在相同或相近区域释放已经分化的种群，使它们有机会产生杂交混合；选择 (Selection) ，即天敌在释放地面临新的环境选择 (Sethuraman *et al.* , 2020) 。这些变异动力驱使天敌发生快速的进化。天敌进化的结果可能是产生具入侵性状的种群，经典的案例来自于异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Lombaert *et al.* , 2010; Lombaert *et al.* , 2011; Lombaert *et al.* ,2014b) 和仙人掌螟蛾 *Cactoblastis cactorum* (Andraca-Gómez *et al.* , 2014; Andraca-Gomez *et al.* ,2020) ，它们最初使用时取得了很好的有害生物控制效果，但在不足 100 年的时间里演变成入侵生物。从另一个角度看，天敌进化产生的多样性可以为天敌优良品系选育提供了大量的材料 (Lommen *et al.* ,2017) 。我们之前对天敌瓢虫种群遗传学研究作了综述 (李浩森和庞虹，2016) 。近年来，该领域取得了不少新的研究成果。

首先是遗传信息资源上的积累。新一代生物防治的提出有赖于新一代测序技术 (Next Generation Sequencing , NGS) 的发展。NGS 技术使得非模式生物遗传信息的获得变得快速和成本低廉，天敌瓢虫的研究也从中受惠。近年来，三

种天敌瓢虫的高质量基因组公布, 包括孟氏隐唇瓢虫 (Li *et al.*, 2021a)、异色瓢虫 (Chen *et al.*, 2021) 和龟纹瓢虫 *Propylea japonica* (Zhang *et al.*, 2019)。这些天敌瓢虫的基因组信息为它们的种群遗传和性状进化研究提供了基础。相应地, 遗传标记的开发上也多了些全基因组水平的尝试。通过简化基因组测序策略, 从孟氏隐唇瓢虫和异色瓢虫里挖掘得大量基因组水平的单核苷酸突变 (Single nucleotide polymorphism, SNP) (Li *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2020)。其中, 异色瓢虫每个种群选取最少 6 个个体的简化基因组即满足种群间和种群内遗传多样性的分析 (Li *et al.*, 2020)。另外, 在异色瓢虫上开发得到一种从外显子里挖掘变异位点的方法, 通过混合样品的转录组测序和无需序列拼接的 SNP 检测, 实现位点覆盖广但廉价而快速的基因分型 (Deleury *et al.*, 2020)。在经费不充裕或需要大量分析样本时, 传统的微卫星和 DNA 片段仍然是首选的遗传标记。孟氏隐唇瓢虫 (Li *et al.*, 2017) 和二星瓢虫 (Rutkowski *et al.*, 2019) 用于种群遗传分析的微卫星遗传标记得到了开发。之前已开发的微卫星遗传标记的天敌瓢虫还包括异色瓢虫 (Loiseau *et al.*, 2009)、七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* (Bouanani *et al.*, 2014) 和集栖长足瓢虫 *Hippodamia convergens* (Sethuraman *et al.*, 2015)。这些微卫星遗传标记有足够的多态性用于解释种群遗传规律。此外, 瓢虫的 COI 条形码序列已公布了近 8 000 条, 这些条形码的分析显示 3% 的遗传距离适合作为种内和种间判断的阈值, 为瓢虫的种群分化水平和隐存种判断提供了依据 (Wang *et al.*, 2019; Huang *et al.*, 2020)。

然后, 天敌瓢虫在基因和表型水平的种群进化亦有新的发现。总体而言, 经历生物防治引进和使用的天敌瓢虫种群一般会与原种群产生较高水平的遗传分化。除了上述提及的异色瓢虫和之前提及的七星瓢虫 (Kajita *et al.*, 2012; 李浩森和庞虹, 2016) 外, 孟氏隐唇瓢虫也是一个典型案例。研究表明, 孟氏隐唇瓢虫全球范围内的每一次引进均导致一个独立显著分化种群的成立, 而原产地种群间的自然分化程度极低, 说明正是人类引进的行为塑造了该瓢虫种群分化的局面 (Li *et al.*, 2019)。把可能受选择的位点去除前和去除后, 所解释得到的种群结构相似, 因此推测中性漂变而非自然选择是该瓢虫种群进化的主要动力

(Li *et al.*, 2019)。但是高度分化的位点也有发生在编码区域上并引起非同义突变, 说明中性进化也可能导致了功能改变 (Li *et al.*, 2019)。通过比较分化水平较高的两个孟氏隐唇瓢虫种群的表现力, 发现它们在生命史参数和抗逆能力上有显著差异 (Li *et al.*, 2018)。将两个分化种群混合, 所产生的后代的抗逆能力显著提升且可以持续遗传, 说明种群近亲繁殖所积累的有害突变可以通过种群混合的方法消除, 以此提升天敌的表现力 (Li *et al.*, 2018)。

孟氏隐唇瓢虫种群进化的案例说明了从种下水平认识和管理天敌的必要性和选育的可行性。但值得注意的是, 天敌瓢虫的种群进化不一定都体现在表型上。例如在美国东部和西部的集栖长足瓢虫种群有显著的遗传分化 (Sethuraman *et al.*, 2015), 但它们之间在多项生命史参数上未能检查出显著差异 (Grenier *et al.*, 2021), 这可能因为分化相对近期而不足以显示在表型上, 或者发生分化的性状未有检测。此外, 种群的表型差异不一定是遗传而可能是表型可塑的结果。例如九星瓢虫 *Coccinella novemnotata* 在北美现存种群的个体大小显著小于该区域的历史标本 (Losey *et al.*, 2012)。但是现存种群在提供充足食物的条件下也能增加个体大小, 说明它们的体型差异可能只是与相似生态位的七星瓢虫猎物竞争中的可塑性表型变化 (Losey *et al.*, 2012)。天敌的表型可塑给天敌品系选育和天敌使用带来了干扰因素。有研究称可以在天敌释放前让天敌对大田环境预适应, 来提高天敌释放后的控害能力 (Roszbacher and Vorburger, 2020), 但这种策略在天敌瓢虫里还需要更清楚的性状决定机制理论去支撑。

3 天敌瓢虫性状进化的遗传机制

食性、飞行力、繁殖力、滞育和抗逆境等是天敌瓢虫在生物防治中的主要性状。其中, 食性决定了天敌瓢虫的控害范围、非靶标攻击的可能性和人工饲料开发方向, 选育的目标是获得专于攻击靶标害虫且容易使用人工饲料喂养的品系。飞行力的选育目标则是将之弱化, 但同时不过度影响捕食和繁殖。商品化的天敌还追求高的繁殖力和可控的滞育, 以降低天敌产品的生产成本和延长产品的货架期。为弄清七星瓢虫滞育的分子机制, 通过测定滞育、滞育终止和非滞育个体的

转录组表达谱,找出了与滞育相关的候选基因 (Qi *et al.*, 2015)。类似地,孟氏隐唇瓢虫的耐药、耐高温和耐低温相关基因 (Zhang *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2015) 和龟纹瓢虫的耐药相关基因 (Tang *et al.*, 2014) 也得到开发。更多的瓢虫性状遗传机制的研究集中在食性和飞行力上。

3.1 天敌瓢虫的食性

天敌瓢虫的取食范围总体而言是比较广泛的,例如被称为粉蚧专食者的孟氏隐唇瓢虫实际是能取食各类粉蚧和一些小型昆虫 (Kairo *et al.*, 2013; Maes *et al.*, 2014a)。天敌瓢虫这种食性在生物防治中的优势是在生产中更容易开发人工饲料,且在使用中能同时控制多种害虫 (De Clercq, 2002),但这些优势不能掩盖弊端。天敌释放后攻击本地中性的甚至有益的非靶标生物,这种对本地生态的负面影响在近期受到了更多的关注 (Abram and Moffat, 2018; Barratt *et al.*, 2018)。欧洲学者提出要将天敌的取食或寄生范围、以及它们可能产生的非靶标攻击效应列入天敌是否能引进和使用的评估标准 (van Lenteren *et al.*, 2003)。但即便天敌在评估中食性符合标准,也可能在释放后面对食物改变的压力而发生食性进化 (Whitney and Gabler, 2008; Wright and Bennett, 2017)。最著名的案例是仙人掌螟蛾的寄主范围扩大,它们最初作为天敌使用的目的是控制澳大利亚等地的入侵植物仙人掌,但在北美地区却严重危害一些本地的仙人掌,成为了入侵生物 (Zimmermann *et al.*, 2004)。出于相同的生态风险考虑,天敌瓢虫的食性严重约束了它们在生物防治中的使用。为了更好地利用天敌瓢虫,新一代生物防治要求我们更深层地认识瓢虫的食性。近年来,瓢虫对新食物适应和食性进化的研究有了不少进展。

首先是瓢虫食性进化的历史变得清晰。瓢虫的祖先从取食真菌转移捕食胸喙亚目昆虫的历史已得到了多方的证实 (Giorgi *et al.*, 2009; Magro *et al.*, 2010; Seago *et al.*, 2011)。近期,通过大量的分子标记重建瓢虫科物种可靠的进化树,揭示出瓢虫科辐射式进化的时间与白垩纪被子植物成为陆生植物主导的时间相吻合,推测被子植物的爆发推动了瓢虫主要猎物胸喙亚目昆虫的多样化,使得瓢虫获得更大的生态位 (Che *et al.*, 2021; Li *et al.*, 2021b)。类似地,基于多个标记重建的瓢

虫族 Coccinellini 物种进化树揭示了食蚜瓢虫与其猎物蚜虫同步多样化的历史 (Nattier *et al.*, 2021; Tomaszewska *et al.*, 2021)。这些证据暗示着瓢虫与其猎物长期共进化的关系。

然后,瓢虫对新猎物的短期适应现象也能在实验室条件下被观察到。以孟氏隐唇瓢虫为例,该瓢虫在自然界取食各类粉蚧,但在实验室条件下也能取食多种小型昆虫等 (Maes *et al.*, 2014a)。强制取食新食物蚜虫的孟氏隐唇瓢虫在发育速度、存活率和繁殖力各方面表现显著下降,但在持续多代后表现力得到回升,可能是短期对新食物适应进化的结果 (Chen *et al.*, 2018)。通过比较 4 种瓢虫在取食不同食物后的转录组表达谱,发现响应不同食物而发生表达调控的基因主要富集在发育、化学感受、消化和解毒等功能上,说明瓢虫对新食物的适应需要跨越这些功能的障碍 (Li *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2020)。其中,瓢虫族的种类偏好取食蚜虫的同时也有相对广泛的食谱。但是单独取食非偏好食物的瓢虫族瓢虫仍会在表现力上大幅下降,且需要大量的基因差异表达调控,暗示着对非偏好食物的适应可能是瓢虫食性进化的动力 (Chen *et al.*, 2020)。

最后,与瓢虫食性相关的基因进化规律也取得了一些进展。一些植食性甲虫的食性进化研究表明,甲虫通过化学感受基因进化寻找得合适的食物 (Schoville *et al.*, 2018),通过消化酶基因的进化去降解植物细胞壁 (McKenna *et al.*, 2019),以及通过解毒基因的进化去应对植物的毒素 (Seppey *et al.*, 2019)。相似地,瓢虫相比其它甲虫,在化学感受、消化和解毒相关基因家族上发生显著的成员数量扩张或收缩事件,推测与瓢虫捕食性的进化有关 (Li *et al.*, 2021a)。与其它植食性甲虫不同的是,瓢虫的免疫效应器基因家族发生显著扩张,这些免疫基因在瓢虫取食非偏好食物时大幅表达下调 (Li *et al.*, 2021a)。再这些瓢虫免疫效应器基因当中,有一组细菌起源的基因,名为 *cell wall hydrolase* 或 *cwh*,它们是在白垩纪瓢虫亚科 Coccinellinae 多样化之前通过水平基因转移加入到瓢虫基因组 (Li *et al.*, 2021b)。结合白垩纪被子植物和胸喙亚目昆虫多样化的历史,推测 *cwh* 的获得使瓢虫免疫功能加强,从而推动瓢虫适应多个生态位的食物,实现物种和食性的多样化 (Li *et al.*, 2021b)。

3.2 天敌瓢虫的飞行力

天敌瓢虫较强的飞行能力可能会导致它们在生物防治应用失败。天敌瓢虫释放后并不一定能持续在目标地区控害; 相反, 它们在大田、绿化植物甚至温室下均可能在释放后不久便飞离目标区域 (Lommen *et al.*, 2019)。更严重的是, 拥有比本地瓢虫更强的飞行力可能是天敌瓢虫演变成入侵害虫的一个因素 (Maes *et al.*, 2014b)。瓢虫不同种群的飞行能力也会有所差异, 其中入侵种群的飞行力往往会更强 (Lombaert *et al.*, 2014a)。为消除瓢虫飞行带来的问题, 当前较可行的办法是在释放前人工剪除天敌瓢虫成虫的翅, 但操作成本较高。另一个更高效和便捷的方法是筛选飞行能力弱或不能飞行的个体, 以期获得飞行能力可遗传的天敌瓢虫品系。瓢虫飞行力弱化的遗传机制也因此受到了研究人员的关注。

瓢虫弱飞行能力和不飞的品系可以是自然发生的, 也可以通过人工选择而获得。例如二星瓢虫和瓢虫 *Rhyzobius litura* 在自然种群中发生翅发育畸形的个体 (Hammond, 1985; Marples *et al.*, 1993), 而异色瓢虫不能飞行的品系则是通过人工筛选出来的 (Tourniaire *et al.*, 2000; Seko and Miura, 2009)。飞行力变弱的机制也有多种, 最常见的瓢虫不飞是由于翅发育畸形导致的, 但有一个来自中国的异色瓢虫不能飞行的品系却有与正常个体一样的翅形态 (Tourniaire *et al.*, 2000)。瓢虫飞行力的下降或多或少影响其它方面的表现力, 例如行走能力下降 (Nakayama *et al.*, 2010)。而翅形态正常的异色瓢虫不飞品系并没有出现适合度下降的现象 (Tourniaire *et al.*, 2000)。即使是同一个翅畸形的瓢虫种群, 不同个体间的畸形程度和对应的表现力也不尽相同, 因此有需要更精细化的种群内选育弱飞行能力和不飞的品系 (Lommen *et al.*, 2019)。不过总体而言, 更多的证据支持弱飞行力或不飞的天敌瓢虫能如期望地长时间停留在害虫发生的区域, 从而可以取得专一控害的效果, 并减少对释放地周边的影响 (Lommen *et al.*, 2008; Adachi-Hagimori *et al.*, 2010; Nakayama *et al.*, 2013)。

4 展望

新一代生物防治的研究是兼有紧迫性和前瞻性的工作。生物防治当前问题还有待天敌精细化

管理的技术来解决; 同时, 以遗传学和基因组学的天敌管理优化工作, 需要首先回答天敌在农业系统下的生态与进化等基础问题, 能对天敌的优化使用具有长远意义。因此, 新一代生物防治的研究工作者除了加快理论突破和技术转化外, 还需要加强对公众的宣传, 增强农民、政策制定者和研究投资者对生物防治未来的信心。

生物防治在不同地区的发展有差异, 对新一代生物防治的需求也有所不同。欧洲率先提出新一代生物防治的理论, 主要是为了应对天敌引进受限和使用风险的问题。我国科学家亦在国家大力支持下争取生物防治技术的突破。但我国人口压力大, 农业需要往集约化方向发展, 化学防治在短期内仍是害虫防治的主要方法, 生物防治现阶段更多还是依赖政策上的扶持, 这与我国日益增加的健康食品市场需求是矛盾的。为解决该矛盾, 有望借助新一代生物防治进一步提高天敌的害虫控制效率, 使生物防治使用更普及。此外, 在全球化的大背景下, 天敌作为外来生物的管理需要在全球范围内得到共识。因此, 我国未来还需要精准化、标准化天敌种质资源的描述和育种, 以此为基础制定完善的天敌管理法律法规, 在未来的天敌产品国际市场上占据有利地位。

参考文献 (References)

- Abram PK, Moffat CE. Rethinking biological control programs as planned invasions [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2018, 27: 9–15.
- Adachi-Hagimori T, Shibao M, Tanaka H, *et al.* Control of *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi* (Hemiptera: Aphididae) by adults and larvae of a flightless strain of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on non-heading *Brassica cultivars* in the greenhouse [J]. *BioControl*, 2010, 56: 207–213.
- Andraca-Gomez G, Lombaert E, Ordano M, *et al.* Local dispersal pathways during the invasion of the cactus moth, *Cactoblastis cactorum*, within North America and the Caribbean [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 11012.
- Andraca-Gómez G, Ordano M, Boege K, *et al.* A potential invasion route of *Cactoblastis cactorum* within the Caribbean region matches historical hurricane trajectories [J]. *Biological Invasions*, 2014, 17: 1397–1406.
- Barratt BIP, Moran VC, Bigler F, *et al.* The status of biological control and recommendations for improving uptake for the future [J]. *BioControl*, 2018, 63: 155–167.
- Bouanani MA, Magné F, Lecompte É, *et al.* Development of 18 novel polymorphic microsatellites from *Coccinella septempunctata* and cross-species amplification in Coccinellidae species [J].

- Conservation Genetics Resources* ,2014 ,7: 445 – 449.
- Caltagirone LE , Doult RL. The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control [J]. *Annual Review of Entomology* ,1989 ,34: 1 – 16.
- Che L , Zhang P , Deng S , *et al.* New insights into the phylogeny and evolution of lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) by extensive sampling of genes and species [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution* ,2021 ,156: 107045.
- Chen ML , Huang YH , Qiu BY , *et al.* Changes in life history traits and transcriptional regulation of Coccinellini ladybirds in using alternative prey [J]. *BMC Genomics* ,2020 ,21: 44.
- Chen ML , Wang T , Huang YH , *et al.* Physiological and evolutionary changes in a biological control agent during prey shifts over several generations [J]. *Frontiers in Physiology* ,2018 ,9: 971.
- Chen M , Mei Y , Chen X , *et al.* A chromosome – level assembly of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* as a genomic resource to study beetle and invasion biology [J]. *Molecular Ecology Resources* , 2021 ,21: 1318 – 1332.
- Cock MJW , van Lenteren JC , Brodeur J , *et al.* Do new access and benefit sharing procedures under the convention on biological diversity threaten the future of biological control? [J] *BioControl* , 2010 ,55: 199 – 218.
- De Clercq P. Culture of natural enemies on factitious foods and artificial diets. In: Sullivan DJ , Aphids , eds. *Encyclopedia of Entomology* [C]. the Netherlands: Kluwer Academic ,2004: 650 – 652.
- De Clercq P. Dark clouds and their silver linings: Exotic generalist predators in augmentative biological control [J]. *Neotropical Entomology* ,2002 ,31: 169 – 176.
- De Clercq P , Mason PG , Babendreier D. Benefits and risks of exotic biological control agents [J]. *BioControl* ,2011 ,56: 681 – 698.
- Deleury E , Guillemaud T , Blin A , *et al.* An evaluation of pool – sequencing transcriptome-based exon capture for population genomics of non-model species [J]. *bioRxiv* , 2020 , 10.1101/583534.
- Giorgi JA , Vandenberg NJ , McHugh JV , *et al.* The evolution of food preferences in Coccinellidae [J]. *Biological Control* ,2009 ,51: 215 – 231.
- Goolsby JA , PJ DEB , Makinson JR , *et al.* Matching the origin of an invasive weed for selection of a herbivore haplotype for a biological control programme [J]. *Molecular Ecology* ,2006 ,15: 287 – 297.
- Grenier C , Summerhays B , Cartmill R , *et al.* Lack of phenotypic variation despite population structure in larval utilization of pea aphids by populations of the lady beetle *Hippodamia convergens* [J]. *Biological Control* ,2021 ,155.
- Hammond PM. Dimorphism of wings , wing-folding and wing-toiletory devices in the ladybird , *Rhyzobius litura* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae) , with a discussion of inter-population variation in this and other wing-dimorphic beetle species [J]. *Biological Journal of the Linnean Society* ,1985: 15 – 33.
- Hopper KR , Roush RT , Powell W. Management of genetics of biological-control introductions [J]. *Annual Review of Entomology* , 1993 ,38: 27 – 51.
- Hoy MA. Use of genetic improvement in biological control [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment* ,1986 ,15: 109 – 119.
- Huang W , Xie X , Huo L , *et al.* An integrative DNA barcoding framework of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Scientific Reports* ,2020 ,10: 10063.
- Kairto MKT , Paraiso O , Gautam RD , *et al.* *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant) (Coccinellidae: Scymninae): A review of biology , ecology , and use in biological control with particular reference to potential impact on non – target organisms [J]. *CAB Reviews* , 2013 ,8: 1 – 20.
- Kajita Y , O'Neill EM , Zheng Y , *et al.* A population genetic signature of human releases in an invasive ladybeetle [J]. *Molecular Ecology* , 2012 ,21: 5473 – 5483.
- Le Hesran S , Ras E , Wajnberg E , *et al.* Next generation biological control—an introduction [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* ,2019 ,167: 579 – 583.
- Leung K , Ras E , Ferguson KB , *et al.* Next-generation biological control: The need for integrating genetics and genomics [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* ,2020 , 95: 1838 – 1854.
- Li HS , Heckel G , Huang YH , *et al.* Genomic changes in the biological control agent *Cryptolaemus montrouzieri* associated with introduction [J]. *Evolutionary Applications* ,2019 ,12: 989 – 1000.
- Li HS , Huang YH , Chen ML , *et al.* Genomic insight into diet adaptation in the biological control agent *Cryptolaemus montrouzieri* [J]. *BMC Genomics* ,2021a ,22: 135.
- Li HS , Liang XY , Zou SJ , *et al.* New EST – SSR markers reveal strong genetic differentiation in native and introduced populations of the mealybug destroyer *Cryptolaemus montrouzieri* [J]. *Biological Control* ,2017 ,109: 21 – 26.
- Li HS , Pan C , De Clercq P , *et al.* Variation in life history traits and transcriptome associated with adaptation to diet shifts in the ladybird *Cryptolaemus montrouzieri* [J]. *BMC Genomics* ,2016 ,17: 281.
- Li HS , Pang H. Population genetics of predatory ladybirds and its applications in biological control [J]. *Journal of Environmental Entomology* ,2016 ,38: 221 – 227. [李浩森 , 庞虹. 天敌瓢虫种群遗传学及其在生物防治中的应用 [J]. 环境昆虫学报 , 2016 ,38: 221 – 227]
- Li HS , Tang XF , Huang YH , *et al.* Horizontally acquired antibacterial genes associated with adaptive radiation of ladybird beetles [J]. *BMC Biology* ,2021b ,19: 7.
- Li HS , Zou SJ , De Clercq P , *et al.* Population admixture can enhance establishment success of the introduced biological control agent *Cryptolaemus montrouzieri* [J]. *BMC Evolutionary Biology* ,2018 , 18: 36.
- Li H , Qu W , Obrycki JJ , *et al.* Optimizing sample size for population genomic study in a global invasive lady beetle , *Harmonia axyridis* [J]. *Insects* ,2020 ,11: 290.
- Liu SS , Rao A , Bradleigh Vinson S. Biological control in China: Past , present and future – an introduction to this special issue [J]. *Biological Control* ,2014 ,68: 1 – 5.
- Loiseau A , Malausa T , Lombaert E , *et al.* Isolation and characterization

- of microsatellites in the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), and cross – species amplification within the family Coccinellidae [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2009, 9: 934 – 937.
- Lombaert E, Estoup A, Facon B, *et al.* Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis* [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2014a, 27: 508 – 517.
- Lombaert E, Guillemaud T, Cornuet JM, *et al.* Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird [J]. *PLoS ONE*, 2010, 5: e9743.
- Lombaert E, Guillemaud T, Lundgren J, *et al.* Complementarity of statistical treatments to reconstruct worldwide routes of invasion: The case of the Asian ladybird *Harmonia axyridis* [J]. *Molecular Ecology*, 2014b, 23: 5979 – 5997.
- Lombaert E, Guillemaud T, Thomas CE, *et al.* Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: Case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* [J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20: 4654 – 4670.
- Lommen ST, Jong PW, Pannebakker BA. It is time to bridge the gap between exploring and exploiting: Prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimize arthropods for augmentative pest control – a review [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2017, 162: 108 – 123.
- Lommen STE, Koops KG, Cornelander BA, *et al.* Genetics and selective breeding of variation in wing truncation in a flightless aphid control agent [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2019, 167: 636 – 645.
- Lommen STE, Middendorp CW, Luijten CA, *et al.* Natural flightless morphs of the ladybird beetle *Adalia bipunctata* improve biological control of aphids on single plants [J]. *Biological Control*, 2008, 47: 340 – 346.
- Losey J, Perlman J, Kopco J, *et al.* Potential causes and consequences of decreased body size in field populations of *Coccinella novemnotata* [J]. *Biological Control*, 2012, 61: 98 – 103.
- Louda SM, Pemberton RW, Johnson MT, *et al.* Nontarget effects – the Achilles' heel of biological control? Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions [J]. *Annual Review of Entomology*, 2003, 48: 365 – 396.
- Maes S, Grégoire JC, De Clercq P. Prey range of the predatory ladybird *Cryptolaemus montrouzieri* [J]. *BioControl*, 2014a, 59: 729 – 738.
- Maes S, Massart X, Grégoire JC, *et al.* Dispersal potential of native and exotic predatory ladybirds as measured by a computer – monitored flight mill [J]. *BioControl*, 2014b, 59: 415 – 425.
- Magro A, Lecompte E, Magne F, *et al.* Phylogeny of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Are the subfamilies monophyletic? [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 54: 833 – 848.
- Marples NM, Jong P, Ottenheim MM, *et al.* The inheritance of a wingless character in the 2spot ladybird (*Adalia bipunctata*) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1993, 69: 69 – 73.
- McKenna DD, Shin S, Ahrens D, *et al.* The evolution and genomic basis of beetle diversity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116: 24729 – 24737.
- Nakayama S, Seko T, Takatsuki J, *et al.* Walking activity of flightless *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) as a biological control agent [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103: 1564 – 1568.
- Nakayama S, Takatsuki Ji, Seko T, *et al.* Aphid consumption and residence time of larvae of flightless lady beetles, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), on aphid – infested plants [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2013, 48: 223 – 227.
- Nattier R, Michel-Salzat A, Almeida LM, *et al.* Phylogeny and divergence dating of the ladybird beetle tribe Coccinellini Latreille (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellinae) [J]. *Systematic Entomology*, 2021, 10. 1111/syen. 12480.
- Qi X, Zhang L, Han Y, *et al.* De novo transcriptome sequencing and analysis of *Coccinella septempunctata* L. in non-diapause, diapause and diapause-terminated states to identify diapause-associated genes [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16: 1086.
- Roderick GK, Hufbauer R, Navajas M. Evolution and biological control [J]. *Evolutionary Applications*, 2012, 5: 419 – 423.
- Rondoni G, Borges I, Collatz J, *et al.* Exotic ladybirds for biological control of herbivorous insects – a review [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2020, 169: 6 – 27.
- Rosbacher S, Vorburger C. Prior adaptation of parasitoids improves biological control of symbiont – protected pests [J]. *Evolutionary Applications*, 2020, 13: 1868 – 1876.
- Rutkowski R, Gwiazdowska A, Ceryngier P, *et al.* Microsatellite polymorphism suggests high genetic diversity but disrupted gene flow in the two – spot ladybird *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Coccinellidae) populations from diverse environments [J]. *Annales Zoologici*, 2019, 69.
- Schoville SD, Chen YH, Andersson MN, *et al.* A model species for agricultural pest genomics: The genome of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 1931.
- Seago AE, Giorgi JA, Li J, *et al.* Phylogeny, classification and evolution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 60: 137 – 151.
- Seko T, Miura K. Effects of artificial selection for reduced flight ability on survival rate and fecundity of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2009, 44: 587 – 594.
- Seppely M, Ioannidis P, Emerson BC, *et al.* Genomic signatures accompanying the dietary shift to phytophagy in polyphagan beetles [J]. *Genome Biology*, 2019, 20: 98.
- Sethuraman A, Janzen FJ, Obyrcki J. Population genetics of the predatory lady beetle *Hippodamia convergens* [J]. *Biological Control*, 2015, 84: 1 – 10.

- Sethuraman A , Janzen FJ , Weisrock DW , *et al.* Insights from population genomics to enhance and sustain biological control of insect pests [J]. *Insects* , 2020 , 11: 462.
- Simberloff D , Stiling P. Risks of species introduced for biological control [J]. *Biological conservation* , 1996 , 78: 185 – 192.
- Spollen KM , Hoy MA. Genetic improvement of an arthropod natural enemy: Relative fitness of a carbaryl – resistant strain of the California red scale parasite *Aphytis melinus* DeBach [J]. *Biological Control* , 1992 , 2: 87 – 94.
- Tang LD , Wang XM , Jin FL , *et al.* De novo sequencing – based transcriptome and digital gene expression analysis reveals insecticide resistance – relevant genes in *Propylaea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *PLoS ONE* , 2014 , 9: e100946.
- Tang XF , Pang H. The researches of the genus *Novius* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae: Novini) : A review [J]. *Journal of Environmental Entomology* , 2021 , 43: 279 – 291. [唐雪飞 , 庞虹 . 短角瓢虫属 *Novius* Mulsant 的研究 (鞘翅目: 瓢虫科: 短角瓢虫族) [J]. 环境昆虫学报 , 2021 , 43: 279 – 291]
- Tomaszewska W , Escalona HE , Hartley D , *et al.* Phylogeny of true ladybird beetles (Coccinellidae: Coccinellini) reveals pervasive convergent evolution and a rapid Cenozoic radiation [J]. *Systematic Entomology* , 2021 , 10. 1111/syen. 12479.
- Tourniaire R , Ferran A , Giuge L , *et al.* A natural flightless mutation in the ladybird , *Harmonia axyridis* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* , 2000 , 96: 33 – 38.
- van Lenteren JC , Babendreier D , Bigler F , *et al.* Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control [J]. *BioControl* , 2003 , 48: 3 – 38.
- van Lenteren JC , Bale J , Bigler F , *et al.* Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests [J]. *Annual Review of Entomology* , 2006 , 51: 609 – 634.
- Wang ZL , Wang TZ , Zhu HF , *et al.* DNA barcoding evaluation and implications for phylogenetic relationships in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Mitochondrial DNA A DNA Mapp Seq Anal* , 2019 , 30: 1 – 8.
- Whitney KD , Gabler CA. Rapid evolution in introduced species , ‘invasive traits’ and recipient communities: Challenges for predicting invasive potential [J]. *Diversity and Distributions* , 2008 , 14: 569 – 580.
- Wright MG , Bennett GM. Evolution of biological control agents following introduction to new environments [J]. *BioControl* , 2017 , 63: 105 – 116.
- Zhang L , Li S , Luo J , *et al.* Chromosome – level genome assembly of the predator *Propylaea japonica* to understand its tolerance to insecticides and high temperatures [J]. *Molecular Ecology Resources* , 2019 , 20: 292 – 307.
- Zhang Y , Jiang R , Wu H , *et al.* Next – generation sequencing – based transcriptome analysis of *Cryptolaemus montrouzieri* under insecticide stress reveals resistance – relevant genes in ladybirds [J]. *Genomics* , 2012 , 100: 35 – 41.
- Zhang Y , Wu H , Xie J , *et al.* Transcriptome responses to heat – and cold – stress in ladybirds (*Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant) analyzed by deep – sequencing [J]. *Biological Research* , 2015 , 48: 66.
- Zimmermann H , Bloem S , Klein H. Biology , History , Threat , Surveillance and Control of the Cactus Moth , *Cactoblastis cactorum* [M]. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) , 2004: 1 – 40.