



昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的生物防治研究进展

田海艳^{1,2}, 刘桂清³, 曹梦宇⁴, 张静航⁴, 刘双清¹,
张亚^{1*}, 张毅波^{2*}, 张桂芬², 万方浩²

(1. 湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128; 2. 中国农业科学院植物保护研究所/农业病虫害综合治理国家重点实验室, 北京 100193; 3. 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510260; 4. 内蒙古自治区植保植检中心, 呼和浩特 750306)

摘要: 番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 是一种世界性入侵性害虫, 起源于南美洲, 主要危害茄科作物。当前, 番茄潜叶蛾主要防控手段为化学防治, 但化学防治易引起害虫抗药性水平升高, 对环境、非靶标物种造成危害, 甚至还给人类身体健康带来负面影响。因此, 环境友好的生物防治技术成为当前的研究热点, 在多个国家和地区已经将生物防治技术用于番茄潜叶蛾防控。昆虫病原线虫 Entomopathogenic nematodes (EPNs) 是害虫生物防治的常用生防作用物, 也是害虫综合治理 (Integrative Pest Management, IPM) 策略中的重要组成部分。目前, 关于利用昆虫病原线虫开展番茄潜叶蛾生物防治的研究内容比较零散, 本研究系统梳理了全球范围内利用 EPNs 防治番茄潜叶蛾的研究进展, 并从以下几个部分进行了综述: (1) 昆虫病原线虫的分类及生物学特性; (2) 应用昆虫病原线虫防治番茄潜叶蛾研究进展; (3) 环境因素对昆虫病原线虫防效的影响; (4) 昆虫病原线虫与其他防控措施联合施用技术。总结了提高利用昆虫病原线虫防控番茄潜叶蛾效力的方法, 并对利用昆虫病原线虫防控番茄潜叶蛾的研究提出了展望。

关键词: 番茄潜叶蛾; 害虫综合治理; 昆虫病原线虫; 生物防治

中图分类号: Q968. ; S476

文献标识码: A

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2021YFD1400200)

作者简介: 田海艳, 女, 1997 年生, 硕士研究生, 研究方向为番茄潜叶蛾生物防治技术的研究, E-mail: 894501256@qq.com

*通讯作者 Author for correspondence: 张亚, 男, 博士, 教授, 研究方向为新型农用化合物创制的研究, E-mail: zhangya@hunau.edu.cn;

张毅波, 男, 博士, 副研究员, 研究方向为入侵物种风险评估, E-mail: zhangyibo@caas.cn

收稿日期 Received: 2024-11-19; 修回日期 Revision received: 2024-12-21; 接受日期 Accepted: 2024-12-22

Research progress on the biological control of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) using entomopathogenic nematodes

TIAN Hai-Yan^{1,2}, LIU Gui-Qing³, CAO Meng-Yu⁴, ZHANG Jing-Hang⁴, LIU Shuang-Qing¹, ZHAMG Ya^{1*}, ZHANG Yi-Bo^{2*}, ZHANG Gui-Fen², WAN Fang-Hao² (1. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests/ Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangzhou 510260, China; 4. Plant protection center of Inner Mongolia Autonomous Region, Hohhot 750306, China)

Abstract: *Tuta absoluta* is a globally invasive pest originating from South America that primarily damages Solanaceous crops. Currently, the main control method for *T. absoluta* is chemical control, but chemical control can lead to increased pest resistance, negative impacts on the environment, non-target species, and even human health. Therefore, environmentally friendly biological control techniques have become a research focus and have gradually replaced chemical control in several countries and regions for managing *T. absoluta*. Entomopathogenic nematodes (EPNs) are commonly used biological control agents in pest management and are an important part of Integrated Pest Management (IPM) strategies. At present, the research on biological control of *T. absoluta* using EPNs is relatively scattered. This paper systematically reviews the research progress of using EPNs to control *T. absoluta* globally, and summarizes it from the following parts: (1) classification and biological characteristics of insect pathogenic nematodes; (2) research progress on using insect pathogenic nematodes to control *T. absoluta*; (3) effects of environmental factors on the efficacy of insect pathogenic nematodes; (4) combined use of insect pathogenic nematodes with other control measures. It summarizes the methods for enhancing the efficacy of EPNs in controlling *T. absoluta* and provides prospects for future research on using EPNs for the management of *T. absoluta*.

Key words: *Tuta absoluta*; integrative pest management; entomopathogenic nematodes; biocontrol

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*, 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 麦蛾科 Gelechiidae, 是一种对番茄具有毁灭性危害的外来入侵害虫。该害虫原产于南美洲秘鲁, 从 20 世纪 50 年代开始一直是南美洲番茄种植区域的主要害虫 (Desneux *et al.*, 2010a), 2006 年传入西班牙东部, 随后迅速传遍地中海沿岸的国家, 并继续向亚洲和非洲扩散 (Desneux *et al.*, 2010b; Biondi *et al.*, 2018; Santana *et al.*, 2019)。目前该虫已在世界上 110 多个国家和地区发生为害 (Biondi *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2021), 成为公认的世界性番茄作物害虫, 已严重威胁全球番茄产业健康生产 (Biondi *et al.*, 2018), 被称为番茄上的“埃博拉病毒”。2017 年 8 月, 番茄潜叶蛾首次入侵我国新疆伊犁 (Zhang *et al.*, 2020), 次年 3 月又在云南临沧发现, 之后在贵州、广西、四川、湖南、江西、重庆等地相继发现 (Zhang *et al.*, 2021)。截至 2023 年底, 番茄潜叶蛾已经扩散到我国 20 余个省份 (直辖市、自治区), 严重威胁我国番茄产业的健康生产, 防控态势严峻 (Wang *et al.*, 2024)。2023 年 11 月, 我国农业农村部紧急将其纳入“一类农作物病虫害名录”, 全面加强管理。

番茄潜叶蛾寄主范围广。据统计, 该害虫寄主植物可达 11 科 50 余种, 其中番茄、马铃薯、茄子等茄科植物是其最嗜寄主 (张桂芬等, 2018, 2021)。番茄潜叶蛾雌虫喜将卵产在植株刚伸展的小叶上。卵孵化后, 初孵幼虫迅速潜入植株叶片, 嚼食叶肉组织, 使叶片形成半透明不规则潜道或潜斑, 影响植物光合作用, 延缓植物生长发育速率。种群密度大时, 番茄潜叶蛾还可直接蛀食果实, 形成孔洞和畸形, 有时还可引发病菌感染, 进而腐烂。防控措施不及时, 可导致番茄减产 80%~100% (张桂芬等, 2019)。

化学防治是当前防控番茄潜叶蛾的主要手段 (Guedes *et al.*, 2019)。在新入侵地区, 往往推荐选择化学药剂快速灭杀番茄潜叶蛾。然而, 番茄潜叶蛾幼虫的潜叶隐蔽危害行为, 一定程度上给药剂灭杀潜叶蛾幼虫提供物理遮挡, 降低了化学防控的效率 (Silva *et al.*, 2011; Bawin *et al.*, 2016)。此外, 杀虫剂的大量施用也能给番茄潜叶蛾以外其他生物 (包括天敌昆虫) 带来负面影响, 破坏生物多样性。为避免化学防治的负面效应, 基于生物防治、物理防治、化学防治等多种策略的番茄潜叶蛾综合治理技术体系成为了当前的研究热点。

昆虫病原线虫 Entomopathogenic nematodes (EPNs) 由于其专性寄生性、寄主范围广、杀虫速度快、可与多种杀虫剂联用、不危害人畜及食品安全、对环境友好、便于大量生产等系列优点, 使得它在鞘翅目害虫和鳞翅目害虫生物防治的研究方面取得了良好的效果。据不完全统计, 昆虫病原线虫可使鞘翅目害虫的死亡率在 70%~100% (李而涛等, 2019), 使鳞翅目害虫死亡率在 70% 以上 (Patil *et al.*, 2021; 李朔涵, 2023)。目前, 有研究证明昆虫病原线虫可用于防治番茄潜叶蛾, 成为生物防治策略的重要组成部分, 也是世界范围内综合

防治番茄潜叶蛾的重要手段。尽管已有昆虫病原线虫防治番茄潜叶蛾的综述报道，但这些综述所涉及的内容并不全面。基于此，我们系统收集和梳理了近年来国内外利用昆虫病原线虫防治番茄潜叶蛾的文献资料，总结了可用于防治番茄潜叶蛾的昆虫病原线虫种类，归纳了研究进展，同时凝练了发展方向和应用前景，以求为我国番茄潜叶蛾综合治理技术体系提供参考。

1 昆虫病原线虫的分类及生物学特性

1.1 昆虫病原线虫种类

据统计，已知的昆虫病原线虫有 1 000 多种，分布于 27 个科（王杰等，2021）。现阶段应用较多的昆虫病原线虫主要属于线虫门 Nematod、尾感器纲 Secernentea、小杆目 Rhabditida 中斯氏线虫科 Steinernematidae 和异小杆线虫科 Heterorhabditidae（徐洁莲，1998；李星月，2015），其中，异小线虫科下仅有一属，即异小杆线虫属 *Heterorhabditis* (Poinar and George, 1990)。斯氏线虫属 *Steinernema* 和异小杆线虫属 *Heterorhabditis* 中的物种研究最为广泛，也是生物防治中最常用的 (Ye *et al.*, 2010; Torres-Barragan, 2011)。

1.2 昆虫病原线虫特征和作用原理

昆虫病原线虫作为一种专性寄生性线虫，体长为 0.5~1 mm，身体半透明，呈细长圆柱形，没有腿或坚硬的身体部分，但却能够跳跃到其身长的 9 倍 (Kenney and Eleftherianos, 2016)，没有真的分节，却具有神经、消化、生殖系统，甚至还有肌肉系统 (Guo *et al.*, 2013)。昆虫病原线虫的生活史包括卵、幼虫和成虫 3 个阶段，幼虫有 4 个龄期，经 4 次蜕皮后生长为成虫，只有经过改造的第 3 幼虫阶段，即所谓的感染期幼虫 (Infective juveniles, IJs)，才具有传染性 (Dillman *et al.*, 2012)。处于感染期的线虫幼虫的肠道细胞内存活着共生菌，通过自然开口（口、肛门和呼吸孔）或直接进入昆虫的表皮进行寄生，以自身肛门释放共生细菌，共生菌在昆虫血腔内大量繁殖，产生抑菌物质和毒素，48 h 内使昆虫患败血症而亡，而幼虫发育成雄性或雌性成虫，之后又交配和繁育感染期幼虫而循环(图 1)(Cook and Wedell, 1999; Malan and Ferreira, 2017)。

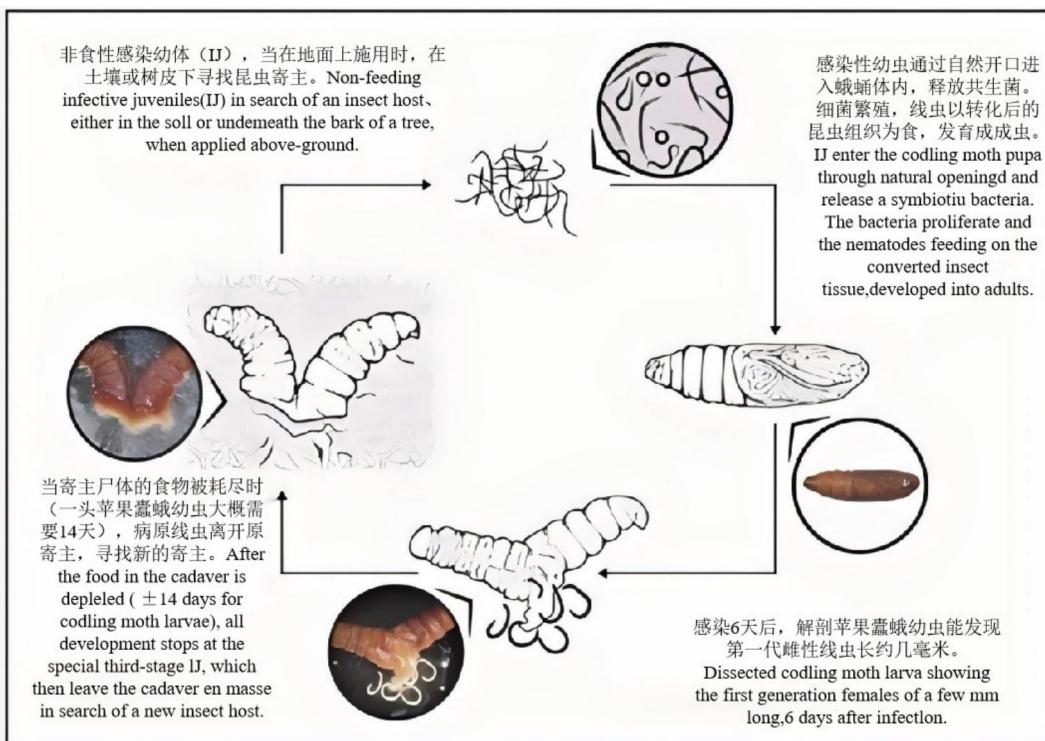


图1 昆虫病原线虫的典型生活史图解 (Malan and Ferreira, 2017)

Fig. 1 An illustration of the typical life cycle of entomopathogenic nematodes (Malan and Ferreira, 2017)

2 应用昆虫病原线虫防治番茄潜叶蛾研究进展

2.1 防治番茄潜叶蛾的昆虫病原线虫种类

昆虫病原线虫作为一大类新型的生物防治剂，具有诸多优点，如无毒性，寄主范围广，易于批量繁殖，可商品化生产，与其体内的共生细菌共同作用于靶标害虫，具有独特的致病性等 (Grewal *et al.*, 2005a)。目前，已报道能用于番茄潜叶蛾生物防治的昆虫病原线虫主要为斯氏科 Steinernematidae 的斯氏属 *Steinernema* 和异小杆科 Heterorhabditidae 的异小杆属 *Heterorhabditis*。其中斯氏线虫属中包括 *Steinernema affine*、*S. carposcapsae*、*S. feltiae*、*S. jeffreyense*、*S. karii*、*S. monticolum*、*Steinernema spp.*、*Steinernema sp.*、*S. yirgalemense* 等种，异小杆属包括 *Heterorhabdilis amazonensis*、*H. bacteriophora*、*H. baujardi*、*H. indica*、*Heterorhabdilis sp.*等种 (表 1)。

2.2 昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的生防潜力研究

昆虫病原线虫由于来源广泛、专一性强，几乎对环境和其他物种无负面影响，成为当前的研究热点。Morton 等人 (2009) 在室内利用培养皿进行线虫感染幼虫实验，首次在西班牙报道了昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的生防效果。其研究结果表明，番茄潜叶蛾的末龄幼虫

对线虫 *S. feltiae*、*S. carpocapsae* 及 *H. bacteriophora* 均具有高度敏感性 (Morton *et al.*, 2009)。Batalla 等人 (2010) 从感染鞘翅目的幼虫中分离出了 *S. feltiae* Bpa、*S. carpocapsae* B14 和 *H. bacteriophora* DG46, 利用培养皿生物测定方法发现这 3 种线虫均能够感染番茄潜叶蛾的幼虫、蛹和成虫, 并且还能杀死番茄植株叶片潜到内的幼虫。虽然这 3 种线虫对幼虫均有较高的致死效果, 但是对蛹的作用效果有限 (Batalla-Carrera and Morton, 2010a; García-del-Pino, 2010b)。

在土耳其, Gözel 和 Kasap (2015b) 从土壤中分离了 4 种昆虫病原线虫 (*S. affine* 46、*S. carpocapsae* 1133、*S. feltiae* 879 和 *H. bacteriophora* 1144), 在田间条件下释放番茄潜叶蛾成虫, 并在释放的第 7 天、第 14 天和第 21 天, 将这 4 种线虫喷洒在番茄植株上, 定期观察植株并解剖幼虫尸体, 以确定是否被线虫感染。结果发现每种线虫对番茄潜叶蛾幼虫都具有一定防控效果, 其中最有效的线虫种类是 *S. feltiae* 879, 死亡率达 90.7% (Gözel and Kasap, 2015b)。同样, Van Damme 等人 (2016) 在室内通过离体叶片方法将 *S. feltiae*、*S. carpocapsae* 和 *H. bacteriophora* 作用于番茄潜叶蛾各龄期幼虫。结果发现, 这些线虫对番茄潜叶蛾各个龄期都有防效, 但 4 龄幼虫的死亡率高于 1 龄幼虫, 且 *S. feltiae* 和 *S. carpocapsae* 对潜道里的番茄潜叶蛾具有较好的毒杀潜力 (Van Damme *et al.*, 2016)。

在摩洛哥, Aimani 等人 (2021) 利用盆栽试验也验证了昆虫病原线虫在叶片生物测定中的有效性, 并在田间开展了应用 (Aimani, 2021)。在巴勒斯坦, Saleh (2023) 采用培养皿生物测定和叶片生物测定法同时测定了 *S. carpocapsae* E-76、*S. feltiae* ÜTP-5 和 *H. bacteriophora* AVB-15 对番茄潜叶蛾幼虫的防效。结果显示, 供试线虫均能对不同龄期的幼虫产生致死效果 (Saleh, 2023)。在伊朗, Habib 等人 (2023) 通过培养皿生物测定的研究明确了不管是潜道内还是潜道外的番茄潜叶蛾都能被昆虫病原线虫浸染致死。不管是培养皿生物测定、离体叶片、盆栽植株或是田间条件下, 昆虫病原线虫均能对番茄潜叶蛾表现出一定的控制作用 (表 1)。

表 1 昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的致病性

Table 1 Pathogenicity of entomopathogenic nematodes (EPNs) to *Tuta absoluta* species

属 Genus	线虫种/品系 Nematode species/Strains	靶标虫态 Target worm state	国家 Country	IJs 应用数量 Application number of IJs	应用方法 Application method	死亡率 (%) Mortality	文献来源 Reference Resources	
斯氏线虫属	<i>Steinernema affine</i> 46	成虫 Adult	土耳其 Turkey	50 IJs/cm ²	田间试验 Field trial	0~39.3	Gözel and Kasap, 2015	
		末龄幼虫 Terminal larva	土耳其 Turkey	30 IJs/worm	土壤生物测定 Soil bioassay	83.3	Gözel et al., 2020	
	<i>Steinernema affine</i> M.313	3 龄、4 龄幼虫 3 rd 、4 th instar larva	叙利亚 Syria	50 IJs/L	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	79.2、91.7	Mai et al., 2023	
		3 龄、4 龄幼虫 3 rd 、4 th instar larva	西班牙 Spain	25 IJs/cm ²	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	85.7	Batalla-Carrera et al., 2010	
	小卷蛾斯氏线虫 B14	蛹 Pupa	西班牙 Spain	25 IJs/cm ²	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	6.7	Batalla-Carrera et al., 2010	
		末龄幼虫 Terminal larva	西班牙 Spain	50 IJs/cm ²	土壤生物测定 Soil bioassay	100	Garcia-del-Pino et al., 2013	
	<i>Steinernema</i>	小卷蛾斯氏线虫 1133	成虫 Adult	土耳其 Turkey	50 IJs/cm ²	田间试验 Field trial	0~43.7	Gözel and Kasap, 2015
	<i>S. carpocapsae</i> B14	末龄幼虫 Terminal larva	土耳其 Turkey	30 IJs/worm	土壤生物测定 Soil bioassay	87.5	Gözel et al., 2020	
		小卷蛾斯氏线虫						
	RW14-G-R3a-2	3 龄幼虫 3 rd instar larva	卢旺达 Rwanda	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100	Ndereyimana et al., 2019	
	<i>S. carpocapsae</i>							
	RW14-G-R3a-2							

	3 龄幼虫 3 rd instar larva	卢旺达 Rwanda	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100	Ndereyimana <i>et al.</i> , 2019
小卷蛾斯氏线虫 All	2 龄、4 龄幼虫, 蛹 2 nd 、4 th instar larva, Pupa	中国 China	10 IJs/worm	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	95、100、81.2	郭文秀等, 2024
<i>S. carpocapsae</i> All	2 龄、4 龄幼虫, 蛹 2 nd 、4 th instar larva, Pupa	中国 China	10 IJs/cm ²	叶片生物测定 Leaf bioassay	100、95	郭文秀等, 2024
小卷蛾斯氏线虫 E-76	3 龄或 4 龄幼虫 3 rd 、4 th instar larva	巴勒斯坦 Palestine	20 IJs/cm ²	叶片生物测定 Leaf bioassay	62.5	Saleh, 2023
<i>S. carpocapsae</i> E-76	3 龄幼虫 3 rd instar larva	土耳其 Turkey	40 IJs/worm	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	99.4	Türköz and Kaşkavalci, 2016
<i>S. carpocapsae</i>	末龄幼虫 Terminal larva	伊朗 Iran	50 IJs/cm ²	土壤生物测定 Soil bioassay	89.3	Kamali <i>et al.</i> , 2018
芜菁夜蛾斯氏线虫	3 龄幼虫 3 rd larva	土耳其 Turkey	40 IJs/worm	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	95.2	Türköz and Kaşkavalci, 2016
<i>S. feltiae</i>	2 龄、蛹 2 nd instar larva、Pupa	伊朗 Iran	400 IJs/mL	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	100	Habib <i>et al.</i> , 2023
芜菁夜蛾斯氏线虫 Bpa	3 龄、4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	西班牙 Spain	25 IJs/cm ²	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	100	Batalla-Carrera <i>et al.</i> , 2010
<i>S. feltiae</i> Bpa	蛹 Pupa	西班牙 Spain	25 IJs/cm ²	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	3.3	Batalla-Carrera <i>et al.</i> , 2010
芜菁夜蛾斯氏线虫 D114	末龄幼虫 Terminal larva	西班牙 Spain	50 IJs/cm ²	土壤生物测定 Soil bioassay	52.3	Garcia-del-Pino <i>et al.</i> , 2013
<i>S. feltiae</i> D114						
芜菁夜蛾斯氏线虫 879	成虫 Adult	土耳其 Turkey	50 IJs/cm ²	田间试验 Field trial	0~90.7	Gözel and Kasap, 2015
<i>S. feltiae</i> 879	末龄幼虫 Terminal larva	土耳其 Turkey	30 IJs/worm	土壤生物测定 Soil bioassay	91.7	Gözel <i>et al.</i> , 2020

芜菁夜蛾斯氏线虫

SF-MOR9 2 龄或 3 龄幼虫 2nd、3rd larva 摩洛哥 Morocco 50 IJs/cm² 叶片生物测定 Leaf bioassay 90.0 Aimani, 2021

S. feltiae SF-MOR9

芜菁夜蛾斯氏线虫

SF-MOR10 2 龄或 3 龄幼虫 2nd、3rd larva 摩洛哥 Morocco 50 IJs/L 叶片生物测定 Leaf bioassay 100 Aimani, 2021

S. feltiae SF-MOR10

芜菁夜蛾斯氏线虫

HB-MOR8 2 龄或 3 龄幼虫 2nd、3rd larva 摩洛哥 Morocco 50 IJs/L 叶片生物测定 Leaf bioassay 90.0 Aimani, 2021

S. feltiae HB-MOR8

芜菁夜蛾斯氏线虫 ÜTP-5 3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 土耳其 Turkey 200 IJs/dish 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 70.0 Yüksel, 2022

S. feltiae ÜTP-5 3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 巴勒斯坦 Palestin 20 IJs/cm² 叶片生物测定 Leaf bioassay 55.0 Saleh, 2023

芜菁夜蛾斯氏线虫

ÜKK-1 *S. feltiae* ÜKK-1 3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 土耳其 Turkey 200 IJs/dish 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 75.0 Yüksel, 2022

芜菁夜蛾斯氏线虫

MKB-2 *S. feltiae* MKB-2 3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 土耳其 Turkey 200 IJs/dish 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 77.5 Yüksel, 2022

芜菁夜蛾斯氏线虫

KBC-4 *S. feltiae* KBC-4 3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 土耳其 Turkey 200 IJs/dish 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 90.0 Yüksel, 2022

芜菁夜蛾斯氏线虫 MCB-8 <i>S.feltiae</i> MCB-8	3 龄或 4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	土耳其 Turkey	200 IJs/dish	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	90.0	Yüksel, 2022
芜菁夜蛾斯氏线虫 <i>S.feltiae</i> DDKY-11	3 龄或 4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	土耳其 Turkey	200 IJs/dish	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	87.5	Yüksel, 2022
芜菁夜蛾斯氏线虫 <i>S.feltiae</i> MAY-12	3 龄或 4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	土耳其 Turkey	200 IJs/dish	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	75.0	Yüksel, 2022
芜菁夜蛾斯氏线虫 ATB-13 <i>S.feltiae</i> ATB-13	3 龄或 4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	土耳其 Turkey	200 IJs/dish	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	75.0	Yüksel, 2022
芜菁夜蛾斯氏线虫 DDKB-17 <i>S.feltiae</i> DDKB-17	3 龄或 4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	土耳其 Turkey	200 IJs/dish	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	80.0	Yüksel, 2022
芜菁夜蛾斯氏线虫 SN <i>S.feltiae</i> SN	2 龄、4 龄幼虫, 蛹 2 nd 、4 th larva, Pupa	中国 China	10 IJs/worm	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	95、100、68.8	郭文秀等, 2024
<i>Steinernema jeffreyense</i>	幼虫 Larva	南非 South Africa	150 IJs/mL	叶片生物测定 Leaf bioassay	100、95	郭文秀等, 2024
				叶片生物测定 Leaf bioassay	62.5	Dlamini <i>et al.</i> , 2020

	幼虫、蛹 Larva、Pupa	南非 South Africa	100 IJs/worm	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100、23.3	Coleman, 2020
<i>Steinernema karii</i>	幼虫 Larva	肯尼亚 Kenya	500 IJs/mL	培养皿生物测定法 Petri dish bioassay	100	Mutegi <i>et al.</i> , 2017
长尾斯氏线虫 X-7 品系	2 龄、4 龄幼虫、蛹 2 nd 、4 th larva, Pupa	中国 China	10 IJs/worm	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	95、100、70.1	郭文秀等, 2024
<i>S. longicaudum</i> X-7	2 龄、4 龄幼虫 2 nd 、4 th larva	中国 China	10 IJs/cm ²	叶片生物测定 Leaf bioassay	100、95	郭文秀等, 2024
<i>Steinernema sp.</i> RW14-M-C2a-3	3 龄幼虫 3 rd larva	卢旺达 Rwanda	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100	Ndereyimana <i>et al.</i> , 2019
<i>Steinernema sp.</i> RW14-M-C2b-1	3 龄幼虫 3 rd larva	卢旺达 Rwanda	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100	Ndereyimana <i>et al.</i> , 2019
<i>Steinernema spp.</i> KalroR52	幼虫 Larva	肯尼亚 Kenya	150 IJs/mL	毒力测定 Toxicity test	76.0	Ngugi <i>et al.</i> , 2021
<i>Steinernema spp.</i> KalroS86	幼虫 Larva	肯尼亚 Kenya	150 IJs/mL	毒力测定 Toxicity test	72.0	Ngugi <i>et al.</i> , 2021
<i>Steinernema spp.</i> Kalro75	幼虫 Larva	肯尼亚 Kenya	150 IJs/mL	毒力测定 Toxicity test	64.0	Ngugi <i>et al.</i> , 2021
<i>Steinernema spp.</i> Kalro97	幼虫 Larva	肯尼亚 Kenya	150 IJs/mL	毒力测定 Toxicity test	36.0	Ngugi <i>et al.</i> , 2021
<i>Steinernema yirgalemense</i>	幼虫、蛹 Larva、Pupa	叙利亚 Syria	50 IJs/L	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100、41.7	Mai <i>et al.</i> , 2023
	幼虫 Larva	南非 South Africa	60 IJs/worm	叶片生物测定 Leaf bioassay	79.2	Dlamini <i>et al.</i> , 2020

	异小杆线虫						
	<i>Heterorhabditis</i>	3 龄幼虫 3 rd larva	土耳其 Turkey	40 IJs/worm	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper	74.2	Türköz and Kaşkavalci, 2016
<i>bacteriophora</i>							
		3 龄、4 龄幼虫 3 rd 、4 th larva	西班牙 Spain	25 IJs/cm ²	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	78.6	Batalla-Carrera <i>et al.</i> , 2010
	异小杆线虫 DG46	蛹 Pupa	西班牙 Spain	25 IJs/cm ²	培养皿滤纸法 Petri dish filter paper method	10.0	Batalla-Carrera <i>et al.</i> , 2010
	<i>H. bacteriophora</i> DG46	末龄幼虫 Terminal larva	西班牙 Spain	50 IJs/cm ²	土壤生物测定 Soil bioassay	96.7	Garcia-del-Pino <i>et al.</i> , 2013
	异小杆线虫 1144	成虫 Adult	土耳其 Turkey	50 IJs/cm ²	田间试验 Field trial	0~81.0	Gözel and Kasap, 2015
	<i>H. bacteriophora</i> 1144	末龄幼虫 Terminal larva	土耳其 Turkey	30 IJs/worm	土壤生物测定 Soil bioassay	87.5	Gözel <i>et al.</i> , 2020
异小杆线虫属	异小杆线虫 HBoj	末龄幼虫 Terminal larva	伊朗 Iran	50 IJs/cm ²	叶片生物测定 Leaf bioassay	93.9	Kamali <i>et al.</i> , 2018
<i>Heterorhabditis</i>	<i>H. bacteriophora</i> HBoj						
异小杆线虫 RW14-N-C4a							
	<i>H. Bacteriophora</i>	3 龄幼虫 3 rd larva	卢旺达 Rwanda	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100	Ndereyimana <i>et al.</i> , 2019
	RW14-N-C4a						
		3 龄幼虫 3 rd larva	卢旺达 Rwanda	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	100	Ndereyimana <i>et al.</i> , 2019
	异小杆线虫 H06	2 龄、4 龄幼虫、蛹	中国 China	10 IJs/worm	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	88.3、100、62.5	郭文秀等, 2024
	<i>H. bacteriophora</i> H06	2 nd 、4 th larva, Pupa					
		2 龄、4 龄幼虫 2 nd 、4 th larva	中国 China	10 IJs/cm ²	叶片生物测定 Leaf bioassay	100、95.0	郭文秀等, 2024

异小杆线虫 HB-MOR1

H. bacteriophora 2 龄或 3 龄幼虫 2nd、3rd larva 摩洛哥 Morocco 50 IJs/L 叶片生物测定 Leaf bioassay <40.0 Aimani, 2021

HB-MOR1

异小杆线虫ÜMK-7

3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 土耳其 Turkey 200 IJs/dish 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 75.0 Yüksel, 2022

H. bacteriophora ÜMK-7

异小杆线虫 AVB-15 3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 土耳其 Turkey 200 IJs/dish 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 85.0 Yüksel, 2022

H. bacteriophora AVB-15

3 龄或 4 龄幼虫 3rd、4th larva 巴勒斯坦 Palestine 20 IJs/cm² 叶片生物测定 Leaf bioassay 52.5 Saleh, 2023

异小杆线虫 H

3 龄、4 龄幼虫 3rd、4th larva 叙利亚 Syria 50 IJs/L 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 45.8、54.2 Mai et al., 2023

H. bacteriophora H

Heterorhabditis baujardi 幼虫、蛹 Larva、Pupa 叙利亚 Syria 50 IJs/L 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 100、16.7 Mai et al., 2023

印度异小杆线虫 Fn

3 龄、4 龄幼虫 3rd、4th larva 叙利亚 Syria 50 IJs/L 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 70.8、87.5 Mai et al., 2023

H. indica Fn

印度异小杆线虫 LN2 2 龄幼虫、4 龄幼虫、蛹 中国 China 10 IJs/worm 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 88.3、100、52.1 郭文秀等, 2024

2nd、4th larva, Pupa

H. indica LN2

2 龄、4 龄幼虫 2nd、4th larva 中国 China 10 IJs/cm² 叶片生物测定 Leaf bioassay 100、95.0 郭文秀等, 2024

Heterorhabditis

noenieputensis 幼虫、蛹 Larva、Pupa 叙利亚 Syria 50 IJs/L 培养皿生物测定 Petri dish bioassay 100、28.3 Mai et al., 2023

<i>Heterorhabdites</i> sp.	幼虫 Larva	肯尼亚 Kenya	500 IJs/mL	培养皿生物测定 Petri dish bioassay	91.5	Mutegi <i>et al.</i> , 2017
----------------------------	----------	-----------	------------	-----------------------------	------	-----------------------------

3 环境因素对昆虫病原线虫防效的影响

环境因素可以影响昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的防控效果。环境因素包括生物因素和非生物因素，其中生物因素指外在的客观因素，包括线虫菌株、施用线虫剂量、番茄潜叶蛾虫态以及施用后暴露时间和施用次数等；非生物因素指主观的不可控因素，主要包括温度、湿度和土壤质地等。

3.1 生物因素对昆虫病原线虫防效的影响

3.1.1 线虫菌株

在利用昆虫病原线虫防治番茄潜叶蛾时，不同种昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的敏感性不同。Ndereyimana 等人(2019)在卢旺达评估了 4 株本地分离株(*Steinernema sp.* RW14-M-C2a-3, *Steinernema sp.* RW14-M-C2b-1, *S. carpocapsae* RW14-G-R3a-2 和 *H. bacteriophora* RW14-N-C4a) 和 2 株外来引进株 (*S. carpocapsae* All 和 *H. bacteriophora* H06) 对当地番茄潜叶蛾 3 龄幼虫的生防效果。结果显示，在接种 24 h 后，本地菌株的防治效果(53.3%~96.7%) 显著高于外来菌株 (0~26.7%) (Ndereyimana *et al.*, 2019)。Aimani 等人 (2021) 在 24 孔板中评估了不同的 *H. bacteriophora* 和 *S. feltiae* 分离株对番茄潜叶蛾 4 龄幼虫的致病性，发现 *H. bacteriophora* 分离株的死亡率在 40%~60% 之间。而在同一项研究中，*S. feltiae* 分离株的死亡率较高，在 60%~80% 之间 (Aimani *et al.*, 2021)。同时，Husin 和 Port (2021) 发现在湿度恒定的条件下，*S. feltiae* 对番茄潜叶蛾幼虫的毒力是最强的，可达 95% 以上，随后依次为 *S. carpocapsae* (94%) 和 *H. bacteriophora* (83% 左右) (Husin and Port, 2021)。此外，Yüksel (2022) 在实验室条件下对 9 株 *S. feltiae* 分离株和 2 株 *H. bacteriophora* 分离株进行致病性生物测定。结果发现只有分离株 *S. feltiae* KBC-4 (90%)、*S. feltiae* MCB-8 (90%) 和 *H. bacteriophora* AVB-15 (80%) 对番茄潜叶蛾 3 龄或 4 龄幼虫的致病性效果最好 (Yüksel, 2022)。

番茄潜叶蛾幼虫死亡率的差异可能与斯氏线虫属和异小杆线虫属的 IJs 的形态差异特性或所处的环境有关 (Grewal *et al.*, 2005)。不同昆虫病原线虫种属可能有不同的捕食策略，有的病原线虫种是伏击式觅食者 (即“坐等”策略)，而有的病原线虫种则是中间觅食者 (采用伏击和巡航觅食策略) (Campbell and Gaugler, 1997)。巡航觅食策略线虫指那些积极寻找宿主的线虫，表现出更大可能性找到隐蔽或不移动的宿主 (例如，化蛹幼虫和蛹)，而伏击觅食策略线虫则是那些不移动而等待宿主以便攻击的线虫，主要是等待高移动性宿主自投罗网 (Lewis *et al.*, 2006; Mahmoud, 2016)。

3.1.2 线虫施用剂量

线虫施用剂量能显著影响番茄潜叶蛾死亡率和感染期。在肯尼亚, Mutegi 等人 (2017) 比较了不同浓度 (100 IJs/mL、300 IJs/mL、500 IJs/mL) 的两种本地线虫 (*Heterorhabditis sp.* 和 *S. karii*) 对番茄潜叶蛾幼虫的防控效力。结果发现随着施用浓度的增加, 番茄潜叶蛾幼虫的死亡率随之增加, 当 *S. karii* 浓度达到最高浓度 (500 IJs/mL) 时幼虫死亡率达到了最高 (100%), 而 *Heterorhabditis sp.* 在最高浓度 (500 IJs/mL) 下幼虫死亡率也达到了 90.8% (Mutegi *et al.*, 2017)。相似的, 在南非, Dlamini 等人 (2020) 也比较了不同浓度条件下的两种线虫 (*S. yirgalemense* 和 *S. jeffreyense*) 对番茄潜叶蛾幼虫的防控效果, 发现当浓度为 20 IJs/虫时幼虫死亡率最高为 39.1%, 而当浓度升高到 60 IJs/虫时, 幼虫死亡率最高达到 79.2% (Dlamini *et al.*, 2020)。这些研究均证实昆虫病原线虫浓度与番茄潜叶蛾幼虫死亡率呈正相关。这可能是因为较高浓度增加了寄主被感染的风险, 同时线虫数量增多、单位空间的密度增加, 进而可释放更多共生细菌而加速寄主死亡。然而, 也有研究发现虽然从低浓度到中等浓度, 寄主死亡率增加, 但随着施用时间的增加, 高浓度和低浓度对幼虫的致死率相差并不大 (Kasi *et al.*, 2022)。这可能是在极高密度下, 线虫的种内竞争显著增加, 导致线虫的感染性降低。而且, 这种竞争通常会影响线虫的存活、发育和繁殖, 最终降低其生防效力 (Keymer, 1982)。另外, 也有可能是各种因素联合作用诱导线虫对宿主的致病性, 包括免疫系统的抑制、营养物的耗竭、酶的抑制、营养代谢的减少和共生细菌产生的毒素 (Shaurub *et al.*, 2015; Shaurub *et al.*, 2020)。

3.1.3 番茄潜叶蛾虫态

番茄潜叶蛾的虫态或年龄也能影响昆虫病原线虫的防效。昆虫病原线虫主要用于防控番茄潜叶蛾幼虫期, 理想状态下死亡率往往能达 79%~100%, 同时对蛹期也有一定控制效力 (死亡率低于 10%) (Batalla-Carrera *et al.*, 2010a)。与蛹相比, 番茄潜叶蛾幼虫的易感性更高, 可能是由于它们的运动活性和 CO₂ 的释放量更高 (Shapiro-Ilan *et al.*, 2017), 从而更能吸引线虫。此外, 幼虫有较柔软的体表和较大的自然开口, 而蛹的体表硬化和较小的自然开口, 使得幼虫更容易感染线虫。Yüksel (2022) 研究发现番茄潜叶蛾 3 龄和 4 龄幼虫比 1 龄和 2 龄幼虫更容易被 *S. feltiae* 分离株 KBC-4 和 MCB-8 感染 (Yüksel, 2022), 可能因为低龄幼虫的体型较小, 阻碍了线虫通过正常的感染途径 (口腔、气门或肛门) 进入, 或者低龄幼虫可能会产生少量的引诱剂, 如 CO₂ 或其他利它素, 影响了线虫的穿透和寄主定位能力, 这使得线虫更难在潜道内找到它们 (Husin and Port, 2021)。当线虫进入幼虫体内后, 线虫可借助幼虫体内的营养物质进行繁殖扩散, 进而形成一个循环过程。不过在幼虫体内产生的

IJs 的数量受幼虫大小控制，而幼虫大小又受营养状况或食物可利用性。因此，相关细菌共生体的增殖率以及 IJs 在幼虫体内释放的数量就会被影响（Godjo *et al.*, 2018）。

3.1.4 施用时间和频率

昆虫病原线虫的施用时间和施用频率也影响了防控效力。一般而言。施用线虫后，寄主幼虫逐渐开始死亡，随着时间的增加，幼虫的死亡数量增加。在卢旺达，Ndereyimana 等人（2019）将斯氏线虫属的 3 株本地分离株接种在番茄潜叶蛾幼虫上进行毒力测定，在接种 24 h 内引起了 53.3%~96.7% 的死亡率，而在 72 h 后，死亡率均达 96.3%~100% (Ndereyimana *et al.*, 2019)。随着施用频率的增加，幼虫死亡率也会相应增加。Husin 和 Port (2021) 发现使用线虫 *S. feltiae* 最有效的施用频率是施用 4 次，其中 4 龄、3 龄、2 龄和 1 龄幼虫的平均校正死亡率分别为 92.0%、91.0%、74.0% 和 50.0%，比单次施用时（最高 40%）的效果更好。增加施用频率可以使得线虫密度增加而更全面的覆盖在叶片表面积上，可使它们在潜道附近就能更快速的定位到潜道里的幼虫，从而更快速的寄生在幼虫上(Husin and Port, 2021)，同时也避免了不良环境的危害。

3.2 非生物因子对昆虫病原线虫防效的影响

3.2.1 温度

温度可以显著改变昆虫病原线虫的传染性和寄生成功率。为验证温度对线虫的效力作用，Ben Husin (2017) 在不同温度条件下测定了斯氏线虫 (*S. feltiae* 和 *S. carpocapsae*) 对番茄潜叶蛾的致死效果，发现不同的温度条件下线虫的效力有所差异。*S. feltiae* 在 15°C、20°C 和 25°C 时引起的幼虫高死亡率（超过 95%），而在 30°C 时，致死率略低（80%），而在 35°C 时的致死率仅为 13%。*S. carpocapsae* 在 20°C、25°C、30°C 和 35°C 时引起的幼虫死亡率最高（超过 91%），而在 15°C 时死亡率略低（86%）。此外，Husin 和 Port (2021) 的实验也证明温度能改变线虫防效。在 25°C 条件下，*S. feltiae* 和 *S. carpocapsae* 对番茄潜叶蛾幼虫的致死率相似，但当温度低于 20°C 时，*S. feltiae* 的毒力更强，而温度高于 30°C 时，*S. carpocapsae* 的毒力更强 (Husin 和 Port, 2021)。在不同温度下这两种线虫有如此差异，可能原因是在高温条件下，*S. carpocapsae* (埋伏觅食者) 它栖息在土壤表面附近，以伏击经过的宿主，适应高温和干燥，从而具有高效性，而 *S. feltiae* (中间觅食者) 由于高温条件下高活动水平和呼吸作用，食物储备很快耗尽 (Belair *et al.*, 2003)。因此，了解土壤温度以及环境温度对线虫持久性和发育的影响可能有助于提高田间应用的准确性。

3.2.2 湿度

湿度对昆虫病原线虫的活动能力起着关键性作用。当湿度降低时，线虫存活率和防效会

显著降低 (Husin and Port, 2021)。在实验室条件下, Ben Husin (2017) 将 *S. feltiae*、*S. carpocapsae* 和 *H. bacteriophora* 3 种线虫分别置于相对湿度大于 95%、75% 和小于 45% 的环境中, 以确定湿度是否会影响 3 种线虫对番茄潜叶蛾各龄期幼虫的防控效果。结果显示, 3 种线虫均对番茄潜叶蛾幼虫有不同程度的防治作用, 且随着相对湿度的降低降低。在相对湿度大于 95% 时, *S. feltiae* 对各龄幼虫的致死率最高 (10%~100%), 其次是 *S. carpocapsae* (3.5%~97%), 而 *H. bacteriophora* 的致死效果略低于前两者 (1%~83%)。当相对湿度小于 45% 时, 虽然 3 种线虫都引起幼虫的死亡, 但死亡率 (4.3%~32.1%) 都显著低于相对湿度大于 95% 时的致死率 (Ben Husin, 2017)。相似地, Husin 和 Port (2021) 发现在相对湿度大于 95% 时, 对番茄潜叶蛾有高死亡率 (约 70%~100%), 而相对湿度小于 45% 时, 三者仅对番茄潜叶蛾幼虫造成较低的死亡率 (约 3%~35%) (Husin and Port, 2021)。可能是因为线虫在叶片上时, 需要一层薄薄的水膜才能生存和自由移动, 以定位和进入番茄潜叶蛾幼虫生活的潜道。在叶面干燥之前, 这种水膜的持久性是至关重要的。因此, 线虫叶面施用的成功与否与施用后的相对湿度密切相关 (Broadbent and Olthof, 1995; Lacey and Kaya, 2007)。另外, 在田间环境中, 土壤含水饱和度降低了氧浓度并限制了线虫的移动性, 而这是感染宿主所必需的。相反, 低湿度水平下的低传染性可能与孔隙之间缺乏水有关, 而且会限制线虫的活动能力 (Gaugler, 2002)。此外, 在较低的湿度水平下, 线虫可促进自身生理和行为适应, 使它们能够减少新陈代谢, 进入脱水状态 (Zhang *et al.*, 2023)。但脱水状态可以通过湿润来逆转, 导致线虫感染性和生防能力的恢复 (Gaugler, 2002)。

3.2.3 土壤质地

土壤质地是选择昆虫病原线虫种类和制定番茄潜叶蛾生物防治策略时应考虑的关键因素之一。在不同的土壤环境中 IJs 对番茄潜叶蛾的控制效果不同, 在沙壤土 (89%) 和椰壳泥 (93%) 中造成高死亡率, 而在沙壤土 (7%) 中并没有造成太高的死亡率 (Kamali *et al.*, 2018)。细质地土壤中 EPN 毒力降低可能与土壤颗粒间孔隙空间减少或含水量增加有关 (Barbercheck and Kaya, 1991; Barbercheck, 1992)。此外, 在通风不良的条件下, 线虫不能有效地利用储存的脂质和碳水化合物 (食物储备中的能量来源), 最终导致存活率和致病性下降。因此, 土壤对 IJs 存活的适应性可能不同, 从而影响线虫的感染性。

4 与其他防控措施联合施用技术

利用化学药剂开展化学防控和利用生物制剂开展生物防治是当前番茄潜叶蛾防控的主要手段。当综合运用这些防控手段时, 昆虫病原线虫与卵寄生蜂、捕食性天敌以及杀虫剂的

相容性是至关重要的，因此，明确昆虫病原线虫与化学药剂或生防天敌的协同增效结果具有重要意义。

4.1 昆虫病原线虫与化学药剂的联合施用

随着 IPM 策略的实施，使用化学杀虫剂与生物控制剂来防治番茄潜叶蛾是必要的。因此，明确昆虫病原线虫与常用化学杀虫剂之间的兼容性具有重要意义。已有研究发现施用杀虫剂对昆虫病原线虫的传染性、发育和繁殖没有亚致死作用，并且昆虫病原线虫可以承受施用杀虫剂后的残留物，或者可以和杀虫剂一起施用（Garcia-del-Pino *et al.*, 2013），在与杀虫剂的联合应用后可以引起幼虫 14.3%~100% 的死亡率（Amizadeh *et al.*, 2019; Sabino *et al.*, 2019）。在 Sabino 等人（2019）的研究中证明了 *H. bacteriophora* JPM4 与杀虫剂 Actara®、Warrant® 和 Premio® 相容，联合使用后对番茄潜叶蛾幼虫和蛹有显著的生防效果，并且蛹死亡数量随着剂量的增加而增加（Sabino *et al.*, 2019）。相反的，Amizadeh 等人（2019）却观察到敌敌畏和阿维菌素对昆虫病原线虫种群造成高的死亡率（83%~100%），印楝子素也引起了线虫的死亡，虽然引起的线虫死亡率低于敌敌畏和阿维菌素，但线虫的感染率却降低了。当昆虫病原线虫和杀虫剂同时用于控制目标害虫时，它们可能对线虫的致病性产生负面影响，使 IJs 感染性降低，但线虫生存力未受影响。不过当在农药和线虫应用之间的间隔增加或农药剂量减少时，这些负面影响会减少（Amizadeh *et al.*, 2019），因此剂量和施用时间可能是影响杀虫剂和线虫的联合施用的因素。

4.2 昆虫病原线虫与生防天敌的联合施用

昆虫病原线虫对卵寄生蜂没有明显的副作用。Adly 和 Nouh（2019）的研究发现利用EPNs 和卵寄生蜂，联合防控番茄潜叶蛾卵可显著的降低番茄潜叶蛾的种群数量（Adly and Nouh, 2019），证明线虫与卵寄生蜂间具有较好的兼容性。对于捕食性天敌的释放，不仅在一定程度上降低目标害虫的数量，还能对有益生物提供一定的保护。已有研究表明，将昆虫病原线虫和捕食性盲蝽联合使用可以有效的控制番茄潜叶蛾（Desneux *et al.*, 2010）。在自然条件下，这两个重要的番茄潜叶蛾天敌可在作物中共存，当同时释放时，它们很可能会接触并相互作用（Montes, 2013）。Guevara 等人（2020）在实验室中同时释放昆虫病原线虫和捕食性盲蝽来探究两者对番茄潜叶蛾的作用及两者之间的关系，结果观察到线虫未引起盲蝽 1 龄若虫死亡，但从 2 龄若虫到成虫都被线虫感染（Guevara *et al.*, 2020），这种情况可能是由于线虫与捕食性盲蝽直接接触，导致线虫可通过盲蝽的口腔或生殖器进入体内，而在若虫早期时身体上的开口狭窄，影响了线虫通过开口进入昆虫体内（Eidt and Thurston, 1995）。不过在田间条件下，捕食者的移动能力受环境的限制较小，一般较容易找到适当的

庇护所，减少与线虫的接触或是完全接触不到（Sanchez *et al.*, 2012）。与实验室条件相比，野外条件下捕食者的死亡率将会降低（Dillon *et al.*, 2007）。因此，一般可认为线虫侵染番茄潜叶蛾幼虫过程中对捕食性盲蝽的存活没有负面影响（Guevara *et al.*, 2020）。

5 展望

本文综述了利用昆虫病原线虫开展番茄潜叶蛾生物防治的重要性，并强调了昆虫病原线虫可替代化学农药的重要性。昆虫病原线虫是有机农业中常规农药的替代品，或者在农药耐药性和环境问题限制条件下使用合成农药的方法之一，同时在生物活性方面显示出良好的前景。然而它们的效力受到许多非生物和生物环境因素的影响，而阐明这些因素的本质是目前亟须解决的问题，以求达到提高这些生物防治策略的整体效能。总的来说，通过昆虫病原线虫来防控番茄潜叶蛾是有一定成效的。但当前这些效果大多还是基于实验室条件下得出的结论，田间条件下的结果还不是很成熟，若要将其投放到田间进行防治，还得根据田间条件进行更为深入的研究，具体可以从如下几个方面推进。

1、田间番茄潜叶蛾世代重叠严重，多种不同虫态并存。单一施用线虫防治时，病原线虫受对寄主不同龄期搜索能力的限制，防治效果常不理想。因此，采用线虫与其他防治手段联合施用成为当前的发展方向。当前，关于病原线虫与其他防控手段的联合使用技术研究还不透彻，需要进一步深入研究，以达到最佳的防治效果。

2、在植株冠层下施用线虫可快速感染的宿主。与施用在水悬浮液中的 IJs 相比，从宿主尸体中出现的 IJs 在土壤中表现出更好的迁移能力、感染性和持久性(Del Valle *et al.*, 2008; Shapiro *et al.*, 2008)，这归因于从宿主中排出的线虫和保持在水悬浮液中的线虫之间的生理和行为差异 (Shapiro *et al.*, 2008)。

3、在田间尽可能采用具有巡航策略的昆虫病原线虫。该类线虫不仅能更快的搜索定位，还能快速侵染番茄潜叶蛾的蛹和幼虫。因此，该类昆虫病原线虫既可有效控制叶片潜道内外取食的番茄潜叶蛾幼虫，还可控制从叶片滑落土壤中准备化蛹的末龄幼虫和蛹。

4、应用本地昆虫病原线虫菌株来防治番茄潜叶蛾可能比外来菌株更有效，本地菌株已适应当地环境条件，会比外来菌株更具毒性。

参考文献 (References)

- Adly D, Nouh GM. Impact of combine releases of the egg parasitoid, *Trichogramma euproctidis* (Girault) and the entomopathogenic nematode, *Heterorhabditis bacteriophora* to control *Tuta absoluta* (Meyrick) in tomato greenhouses in Egypt [J]. *Egyptian Journal*

of Biological Pest Control, 2019, 29 (1): 91.

Amizadeh M, Hejazi MJ, Niknam G, et al. Interaction between the entomopathogenic nematode, *Steinernema feltiae* and selected chemical insecticides for management of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* [J]. *BioControl*, 2019, 64: 709-721.

Barbercheck ME, Kaya HK. Effect of host condition and soil texture on host finding by the entomogenous nematodes *Heterorhabditis bacteriophora* (Rhabditida: Heterorhabditidae) and *Steinernema carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae) [J]. *Environmental Entomology*, 1991, 20 (2): 582-589.

Barbercheck ME. Effect of soil physical factors on biological control agents of soil insect pests [J]. *Florida Entomologist*, 1992, 75 (4): 539-548.

Batalla-Carrera L, Morton A, García-del-Pino F. Efficacy of entomopathogenic nematodes against the tomato leafminer *Tuta absoluta* in laboratory and greenhouse conditions [J]. *BioControl*, 2010a, 55: 523-530.

Batalla-Carrera L, Morton A, García-del-Pino F. Efficacy of entomopathogenic nematodes against the tomato leafminer *Tuta absoluta* in laboratory and greenhouse conditions [J]. *BioControl*, 2010b, 55: 523-530.

Bawin T, Dujeu D, De Backer L, et al. Ability of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) to develop on alternative host plant species [J]. *The Canadian Entomologist*, 2016, 148 (4): 434-442.

Belair G, Fournier Y, Dauphinais N. Efficacy of steiner nematid nematodes against three insect pests of crucifers in Quebec [J]. *Journal of Nematology*, 2003, 35 (3): 259.

Ben Husin TOA. Biological Control of Tomato Leaf Miner *Tuta Absoluta* Using Entomopathogenic Nematodes [D]. Newcastle upon Tyne: Newcastle University, 2017.

Biondi A, Guedes RNC, Wan FH, et al. Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: past, present, and future [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63 (1): 239-258.

Broadbent AB, Olthof TH. Foliar application of *Steinernema carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae) to control *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) larvae in Chrysanthemums [J]. *Environmental Entomology*, 1995, 24 (2): 431-435.

Campbell JF, Gaugler RR. Inter-specific variation in entomopathogenic nematode foraging strategy: Dichotomy or variation along a continuum? [J]. *Fundamental and Applied Nematology*, 1997, 20 (4): 393-398.

Chen LM, Li XW, Zhang JM, et al. Comprehensive metabolome and volatile analyses in eggplant and tomato reveal their differential responses to *Tuta absoluta* infestation [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 757230.

Coleman O. Efficacy of Entomopathogenic Nematodes for Control of *Tuta absoluta* in South Africa [D]. North-West University, 2020.

Cook PA, Wedell N. Non-fertile sperm delay female remating [J]. *Nature*, 1999, 397 (6719): 486-486.

Desneux N, Pizzol P, Thomas C, et al. Potential for Direct Interference Between Natural Enemies of *Tuta absoluta* on Tomato [C]. In XXVIII International Horticultural Congress on Science and Horticulture for People (IHC2010): International Symposium on Plant,

2010, 917: 31-37.

Desneux N, Wajnberg E, Wyckhuys KA, et al. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: Ecology, geographic expansion and prospects for biological control [J]. *Journal of Pest Science*, 2010a, 83: 197-215.

Desneux N, Wajnberg E, Wyckhuys KA, et al. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: Ecology, geographic expansion and prospects for biological control [J]. *Journal of Pest Science*, 2010b, 83: 197-215.

Dillman AR, Guillermin ML, Lee JH, et al. Olfaction shapes host-parasite interactions in parasitic nematodes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109 (35): E2324-E2333.

Dillon AB, Downes MJ, Ward D, et al. Optimizing application of entomopathogenic nematodes to manage large pine weevil, *Hylobius abietis* L. (Coleoptera: Curculionidae) populations developing in pine stumps, *Pinus sylvestris* [J]. *Biological Control*, 2007, 40 (2): 253-263.

Dlamini BE, Dlamini N, Masarirambi MT. Control of the tomato leaf miner, (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) larvae in laboratory using entomopathogenic nematodes from subtropical environment [J]. *Journal of Nematology*, 2020, 52 (1): 1-8.

Eidt DC, Thurston GS. Physical deterrents to infection by entomopathogenic nematodes in *Wireworms* (Coleoptera: Elateridae) and other soil insects [J]. *The Canadian Entomologist*, 1995, 127 (3): 423-429.

El Aimani A, Mokrini F, Houari A, et al. Potential of indigenous entomopathogenic nematodes for controlling tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) under laboratory and field conditions in Morocco [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2021, 116: 101710.

Garcia-del-Pino F, Alabern X, Morton A. Efficacy of soil treatments of entomopathogenic nematodes against the larvae, pupae and adults of *Tuta absoluta* and their interaction with the insecticides used against this insect [J]. *Biocontrol*, 2013, 58: 723-731.

Gaugler PS. Formulation and ApplicationTechnology [M]. New Brunswick: CRC Press, 2002: 78-89.

Godjo A, Zadji L, Decraemer W, et al. Pathogenicity of indigenous entomopathogenic nematodes from Benin against mango fruit fly (*Bactrocera dorsalis*) under laboratory conditions [J]. *Biological Control*, 2018, 117: 68-77.

Gözel Ç, Kasap İ, Gözel U. Efficacy of native entomopathogenic nematodes on the larvae of tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) (lepidoptera: Gelechiidae) [J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 26 (2): 220-225.

Gözel Ç, Kasap I. Efficacy of entomopathogenic nematodes against the Tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato field [J]. *Turkish Journal of Entomology*, 2015a, 39 (3): 229-237.

Gözel Ç, Kasap I. Efficacy of entomopathogenic nematodes against the Tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato field [J]. *Turkish Journal of Entomology*, 2015b, 39 (3): 229-237.

Grewal PS, Ehlers RU, Shapiro-Ilan DI. Nematodes as Biocontrol Agents [M]. CABI Publishing, 2005a.

Grewal PS, Ehlers RU, Shapiro-Ilan DI. Nematodes as Biocontrol Agents [M]. CABI Publishing, 2005b.

- Guevara EJ, Porcel M, Calixto AM, et al. Interactions between the nematode *Heterorhabditis amazonensis* JPM4 and the predator *macrolophus basicornis*: two natural enemies of *Tuta absoluta* native to South America [J]. *Neotropical Entomology*, 2020, 49: 108-115.
- Guo W, Yan X, Zhao G, et al. Efficacy of entomopathogenic *Steinernema* and *Heterorhabditis* nematodes against white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) in peanut fields [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2013, 106 (3): 1112-1117.
- Guo WX, Wang XY, Li LL, et al. Pathogenicity of five entomopathogenic nematodes to *Tuta absoluta* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2024, 61 (4): 741-748.[郭文秀, 王晓钰, 李丽莉, 等. 五种昆虫病原线虫对番茄潜叶蛾的致死作用 [J]. 应用昆虫学报, 2024, 61 (4): 741-748.]
- Husin TOB, Port GR. Efficacy of entomopathogenic nematodes against *Tuta absoluta* [J]. *Biological Control*, 2021, 160: 104699.
- Kamali S, Karimi J, Koppenhöfer AM. New insight into the management of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) with entomopathogenic nematodes [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111 (1): 112-119.
- Kasi IK, Waiba KM, Kashyap HK, et al. Evaluation of indigenous strains of Entomopathogenic nematodes, in combination with low-toxicity insecticides at low and high dosages south American tomato pinworm, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae) [J]. *International Journal of Bio-resource and Stress Management*, 2022, 13: 1425-1432.
- Kaşkavalci G, Türköz S. Determination of the efficacy of some entomopathogenic nematodes against *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) under laboratory conditions [J]. *Turkish Journal of Entomology*, 2016, 40 (2).
- Kenney E, Eleftherianos I. Entomopathogenic and plant pathogenic nematodes as opposing forces in agriculture [J]. *International Journal for Parasitology*, 2016, 46 (1): 13-19.
- Keymer A. Density-dependent mechanisms in the regulation of intestinal helminth populations [J]. *Parasitology*, 1982, 84 (3): 573-587.
- Lacey LA, Kaya HK. Field manual of techniques in invertebrate pathology: Application and evaluation of pathogens for control of insects and other invertebrate pests [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2007, 106 (3): 1112-1117.
- Lewis EE, Campbell J, Griffin C, et al. Behavioral ecology of entomopathogenic nematodes [J]. *Biological Control*, 2006, 38 (1): 66-79.
- Li ET, Cao YZ, Zhang S. Bioefficacy of the combined application of entomopathogenic nematode *Heterorhabditis beicheriana* strain LF and *Bacillus thuringiensis* strain HBF-18 against *Holotrichia oblita* (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae [J]. *Acta Entomol Sinica*, 2019, 62 (5): 6. [李而涛, 曹雅忠, 张帅. 昆虫病原线虫 *Heterorhabditis beicheriana* LF 品系与 Bt HBF-18 菌株混用对华北大地龟金龟幼虫的防治效果 [J]. 昆虫学报, 2019, 62 (5): 6]
- Li SH. Screening and Application Conditions of Highly Pathogenic Entomopathogenic Nematodes in *Loxostege Sticticalis* [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2023. [李朔涵. 草地螟高致病力昆虫病原线虫品系筛选及施用条件研究 [D]. 哈尔滨市: 东北农业大学, 2023.]
- Li XY. Identification and Description of a New Entomopathogenic Nematode *Heterorhabditis Beicheriana*, and its Mechanism in

- Biologicalcontrol Application [D]. Beijing: China Agricultural University, 2015. [李星月. 昆虫病原线虫新种 *Heterorhabditis beicherriana* 的分类鉴定及其生物防治的应用探讨与机理研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2015]
- Ma F, Zhang JH, Yu YX, et al. *Tuta absoluta* (Meyrick) [J]. *Plant Quarantine*, 2011, 25 (5): 55-58. [马菲, 张俊华, 于艳雪, 等. 番茄麦蛾 [J]. 植物检疫, 2011, 25 (5): 55-58]
- Machekano H, Mvumi BM, Nyamukondwa C. *Plutella xylostella* (L.): Pest status, control practices, perceptions and knowledge on existing and alternative management options in arid small-scale farming environments [J]. *International Journal of Pest Management*, 2020, 66 (1): 48-64.
- Mahmoud MF. Biology and use of entomopathogenic nematodes in insect pests biocontrol, a generic view [J]. *Cercetari Agronomice in Moldova*, 2016, 49 (4): 85-105.
- Mai A, Nada A, Mohammad A. Isolation, identification of entomopathogenic nematodes with insights into their distribution in the Syrian coast regions and virulence against *Tuta absoluta* [J]. *Journal of Nematology*, 2023, 55 (1): 197-206.
- Malan AP, Ferreira T. Entomopathogenic Nematodes [C]. Nematology in South Africa: A View from the 21st Century, 2017: 459-480.
- Montes FC. Características Biológicas dos Estágios Imaturos de *Três Predadores* (Hem.: Miridae) Alimentados Com Ovos de *Anagasta Kuehniella* (Zeller) (Lep.: Pyralidae) em Cinco Temperaturas [D]. Brazil: Federal University of Lavras, 2013.
- Morton A, Batalla-Carrera L, García-del-Pino F. Susceptibility of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* to entomopathogenic nematodes [J]. *Bull. IOBC/WPRS*, 2009, 45: 417-419.
- Mutegi DM, Kilalo D, Kimenju JW, et al. Pathogenicity of selected native entomopathogenic nematodes against tomato leaf miner (*Tuta absoluta*) in Kenya [J]. *World Journal of Agricultural Research*, 2017, 5 (4): 233-239.
- Ndereyimana A, Nyalala S, Murerwa P, et al. Efficacy of entomopathogenic nematodes against the Tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato field [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2019, 29: 1-7.
- Ngugi CN, Wachira PM, Mbaka JN, et al. Biocontrol potential of four indigenous entomopathogenic nematodes from Kenya [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2021, 13 (10): 107.
- Patil J, Linga V, Vijayakumar R, et al. Biocontrol potential of entomopathogenic nematodesfor the sustainable management of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) inmaize [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78 (7): 2883-2895.
- Poinar GO, Gaugler RR, Kaya HK. Taxonomy and biology of *Steinernematidae* and *Heterorhabditidae* [J]. *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*, 1990, 54: 23-61.
- Sabino PHS, Negrisoli AS, Andaló V, et al. Combined application of entomopathogenic nematodes and insecticides in the control of leaf-miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on tomato [J]. *Neotropical Entomology*, 2019, 48: 314-322.
- Saleh A. Susceptibility of different larval stages of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) to selected entomopathogenic nematode species [J]. *Nematropica*, 2023, 53: 58-66.

- Samie F, Abbasipour H, Saeedizadeh A. Efficacy of three local isolates of entomopathogenic nematodes against the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) [J]. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 2023, 82 (1): 24-30.
- Sanchez JA, Spina ML, Perera OP. Analysis of the population structure of *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae) in the Palaearctic region using microsatellite markers [J]. *Ecology and Evolution*, 2012, 2 (12): 3145-3159.
- Santana PA, Kumar L, Da Silva RS, et al. Global geographic distribution of *Tuta absoluta* as affected by climate change [J]. *Journal of Pest Science*, 2019, 92: 1373-1385.
- Shapiro-Ilan D, Hazir S, Glazer I. Basic and Applied Research: Entomopathogenic Nematodes [M]. Academic Press, 2017: 91-105.
- Shaurub EH, Soliman NA, Hashem AG, et al. Infectivity of four entomopathogenic nematodes in relation to environmental factors and their effects on the biochemistry of the *Medfly Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2015, 44: 610-618.
- Shaurub ESH, Reyad NF, Mohamed AA. Pathogen-mediated modulation of host metabolism and trophic interactions in *Spodoptera littoralis* larvae [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2020, 168 (12): 956-966.
- Silva GA, Picanço MC, Bacci L, et al. Control failure likelihood and spatial dependence of insecticide resistance in the tomato pinworm, *Tuta absoluta* [J]. *Pest Management Science*, 2011, 67 (8): 913-920.
- Torres-Barragan A, Suazo A, Buhler WG, et al. Studies on the entomopathogenicity and bacterial associates of the nematode *Oscheius carolinensis* [J]. *Biological Control*, 2011, 59 (2): 123-129.
- Van Damme VM, Beck BK, Berckmoes E, et al. Efficacy of entomopathogenic nematodes against larvae of *Tuta absoluta* in the laboratory [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (9): 1702-1709.
- Wang J, Wang W, Li XZ, et al. Research progress on the use of insect pathogenic nematodes to control pests [J]. *Qinghai Animal Husbandry and Veterinary Medicine Journal*, 2021, 51 (4): 59-65. [王杰, 王伟, 李秀璋, 等. 昆虫病原线虫防治害虫的研究进展 [J]. 青海畜牧兽医杂志, 2021, 51 (4): 59-65]
- Wang MH, Ismoilov K, Liu WX, et al. *Tuta absoluta* management in China: Progress and prospects [J]. *Entomologia Generalis*, 2024, 44 (2): 269-278.
- Xian XQ, Zhang GF, Liu WX, et al. Risk assessment of the invasion of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrickl) into China [J]. *Journal of Plant Protection*, 2019, 46 (1): 49-55. [洗晓青, 张桂芬, 刘万学, 等. 世界性害虫番茄潜麦蛾入侵我国的风险分析 [J]. 植物保护学报, 2019, 46 (1): 49-55.]
- Xu JL. Recent advances in the classification of entomopathogenic nematodes (Steinaciaceae and Heterostyliaceae) [J]. *Insect Predators*, 1998, 20 (3): 29-33. [徐洁莲. 昆虫病原线虫(斯氏科和异小杆科)分类研究近况 [J]. 昆虫天敌, 1998, 20 (3): 29-33.]
- Yang Y. Study on the damage and control of invasive *Tuta absoluta* in Chaoyang area [J]. *Agricultural Technology and Equipment*, 2023, 4: 22-23. [杨一. 外来侵害虫番茄潜叶蛾在朝阳地区为害及防控研究 [J]. 农业科技与装备, 2023, 4: 22-23.]

Ye W, Torres-Barragan A, Cardoza YJ. *Oscheius carolinensis n. sp.* (Nematoda: Rhabditidae), a potential entomopathogenic nematode from vermicompost [J]. *Nematology*, 2010, 12 (1): 121-135.

Yüksel E. Efficacy of entomopathogenic nematodes against the Tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato field [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2022, 32 (1): 135.

Zhang GF, Liu WX, Wan FH, et al. Bioecology, damage and management of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), a world wide quarantine pest [J]. *Journal of Biosafety*, 2018, 27 (3): 155-163. [张桂芬, 刘万学, 万方浩, 等. 世界毁灭性检疫害虫番茄潜叶蛾的生物生态学及危害与控制 [J]. 生物安全学报, 2018, 27 (3): 155-163]

Zhang GF, Ma DY, Liu WX, et al. The arrival of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), in China [J]. *Journal of Biosafety*, 2019, 28 (3): 200-203. [张桂芬, 马德英, 刘万学, 等. 中国新发现外来入侵害虫--南美番茄潜叶蛾 (鳞翅目: 麦蛾科) [J]. 生物安全学报, 2019, 28 (3): 200-203]

Zhang GF, Xian XQ, Zhang YB, et al. Outbreak of the South American tomato leafminer, *Tuta absoluta*, in the Chinese mainland: geographic and potential host range expansion [J]. *Pest Management Science*, 2021, 77: 5475-5488.

Zhang GF, Xian XQ, Zhang YB, et al. Warning of the dispersal of a newly invaded alien species, tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick), in China [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (2): 281-286. [张桂芬, 洗晓青, 张毅波, 等. 警惕南美番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* (Meyrick)在中国扩散 [J]. 植物保护, 2020, 46 (2): 281-286]

Zheng L, Wu S, Lu L, et al. Unraveling the interaction effects of soil temperature and moisture on soil nematode community: A laboratory study [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2023, 118: 103537.