

我国作物病虫害生物防治研究与应用最新进展

陈学新^{1*}, 杜永均¹, 黄健华¹, 李 姝², 姜道宏³, 莫明和⁴,
庞 虹⁵, 孙修炼⁶, 王 琦⁷, 王 甦², 夏玉先⁸, 徐学农⁹,
臧连生¹⁰, 张 杰⁹, 张礼生⁹, 张文庆⁵, 尹 恒¹¹

(1. 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058; 2. 北京市农林科学院植物保护研究所, 北京 100097; 3. 华中农业大学农业微生物全国实验室, 武汉 430070; 4. 云南大学生命科学学院, 昆明 650500; 5. 中山大学生态学院, 深圳 518000; 6. 中国科学院武汉病毒研究所, 武汉 430071; 7. 中国农业大学植物保护学院, 北京 100193; 8. 重庆大学生命科学学院, 重庆 405200; 9. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 10. 贵州大学精细化工研究开发中心, 贵阳 550025; 11. 中国科学院大连化学物理研究所, 大连 116023)

摘要 本文总结了近 5 年来我国在作物病虫害生物防治研究和应用方面的最新进展, 包括作物害虫、病害(真菌、细菌和病毒)和线虫的生物防治、植物免疫和昆虫性信息素的研究和应用, 以及新方法和新技术在作物病虫害控制中的应用。同时, 与国外的研究进展进行了比较, 指出了存在的主要问题、发展趋势与对策建议。

关键词 植物害虫生物防治; 植物病害生物防治; 植物线虫生物防治; 植物免疫; 昆虫性信息素; CRISPR/Cas9 基因编辑; RNAi 干扰; 天敌昆虫; 寄生性天敌; 捕食性天敌; 捕食螨; 昆虫病原微生物(细菌、真菌、病毒、线虫); 有益微生物; 拮抗微生物; 生物农药

中图分类号: S 476 文献标识码: A DOI: 10.16688/j.zwbh.2023433

Recent progresses in biological control of crop pathogens and insect pests in China

CHEN Xuexin^{1*}, DU Yongjun¹, HUANG Jianhua¹, LI Shu², JIANG Daohong³, MO Minghe⁴,
PANG Hong⁵, SUN Xiulian⁶, WANG Qi⁷, WANG Su², XIA Yuxian⁸, XU Xuenong⁹,
ZANG Liansheng¹⁰, ZHANG Jie⁹, ZHANG Lisheng⁹, ZHANG Wenqing⁵, YI Heng¹¹

(1. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Institute of Plant Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 3. State Key Lab of Agricultural Microbiology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 4. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650500, China; 5. School of Ecology, Sun Yat-Sen University, Shenzhen 518000, China; 6. Wuhan Institute of Virology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430071, China; 7. College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 8. School of Life Sciences, Chongqing University, Chongqing 405200, China; 9. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 10. Center for Research and Development of Fine Chemicals, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 11. Dalian Institute of Chemical Physics, Chinese Academy of Sciences, Dalian 116023, China)

Abstract This paper summarizes the latest progress in the research and application of biological control of crop diseases and insect pests in China in recent five years, including biological control of crop insect pests, diseases (fungi, bacteria and viruses) and nematodes, plant immunity and insect sex pheromones, and the application of new methods and technologies in the control of crop diseases and insect pests. At the same time, as compared with the recent progresses in the world, the main problems in China were pointed out, the development trends were discussed, and the countermeasures were suggested.

Key words biological control of insect pests; biological control of plant diseases; biological control of plant

收稿日期: 2023-08-19 修订日期: 2023-09-27

基金项目: 国家自然科学基金区域创新发展联合基金重点项目(U22A20485); 浙江省重点研发计划(2021C02045); 国家重点研发计划(2019YFD0300104); 岭南现代农业科学与技术实验室重点项目(NT2021003)

* 通信作者 E-mail: xxchen@zju.edu.cn

nematodes; plant immunity; insect sex pheromone; CRISPR/Cas9; RNAi; natural enemies of insect pests; predator insects; parasitic insects; predatory mites; entomopathogens (bacteria; fungi; viruses and nematodes); beneficial microorganisms; antagonistic microorganisms; biopesticides

生物防治是农业可持续发展模式的重要内容,生物防治学科为农业可持续发展提供了重要的科学支撑。近年来,我国已进入加快推进农业可持续发展的历史阶段,这为生物防治学科的发展提供了新的机遇,同时也对生物防治学科的发展提出了更高的要求。

生物防治的对象通常包括作物害虫、病害及线虫。近年来植物免疫研究和应用已成为国内外植物保护领域的研究热点,目前无论是基础研究深度、产品研发水平还是产业应用规模,我国都处于国际先进水平。

进入“十三五”以来,我国启动了“国家重点研发计划”重点专项,2017 年有 6 个与生物防治相关的项目启动,分别是“活体生物农药增效及有害生物生态调控机制”“作物免疫调控与物理防控技术及产品研发”“天敌昆虫防控技术及产品研发”“新型高效生物杀虫剂研发”“新型高效生物杀菌剂研发”和“新型高效植物生长调节剂和生物除草剂研发”。经过几年的努力,取得了一系列原创性科研成果,研发了一系列拥有自主知识产权的生物防治产品并实现规模化生产和应用,为我国化学农药的减施、作物病虫害的生物防控做出了重要贡献,同时还凝练了一支有国际影响的生物防控研究队伍,提升了我国作物病虫害生物防控的国际地位和竞争力,为我国农业生产可持续发展提供了强有力的支撑。浙江大学领衔的“优势天敌昆虫控制蔬菜重大害虫的关键技术及应用”成果获 2020 年度国家科学技术进步奖二等奖。

本文将介绍近 5 年来我国在作物病虫害生物防治研究与应用方面取得的最新进展。

1 学科发展现状

1.1 作物害虫生物防治研究与应用

1.1.1 天敌昆虫(含捕食螨)的研究和应用

1.1.1.1 寄生性天敌的研究和应用

种类及多样性:我国寄生蜂种类丰富,是农林害虫生物防治的重要天敌资源。过去 5 年我国寄生性天敌资源得到了进一步发掘。王竹红等 2019 年在海南、福建的九里香和柑橘上发现 2 种柑橘木虱

Diaphorina citri 寄生蜂,分别为亮腹姬小蜂 *Tamarixia radiata* 和阿里食虱跳小蜂 *Diaphorencyrtus aligarhensis*^[1]。任少鹏等 2022 年对宁波余姚果园里的寄生蜂种类进行了系统调查研究,发现日本开臂反颚茧蜂 *Asobara japonica* 和食果蝇毛锤角细蜂 *Trichopria drosophila* 为斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* 寄生蜂优势种^[2]。唐璞等 2019 年对我国草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 寄生蜂进行了总结,记载有分布的种类有 16 种,其中茧蜂科 7 种,姬蜂科 4 种,姬小蜂科 2 种,赤眼蜂科 2 种,广腹细蜂科 1 种^[3]。在广州及香港野外发现夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* 和螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 2 种卵寄生蜂可寄生草地贪夜蛾^[4]。在广西田间发现 2 种草地贪夜蛾幼虫寄生蜂:棉铃齿齿唇姬蜂 *Campoletis chlorideae* 和斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *Microplitis prodeniae*^[5]。首次记述了斑驳夜蛾长颊茧蜂 *Parapanteles expulsus* 寄生重阳木锦斑蛾 *Hestia rhodope* 幼虫^[6]。新发现三江源草原毛虫金小蜂 *Pteromalus sanjiangyuanicus* 在三江源自然保护区核心区寄生青海草毒蛾 *Gynaephora qinghaiensis*^[7]。新发现天山食蚱蜢小蜂 *Coccophagus tianshanensis* 是新疆西天山野果林重要害虫杏树鬃球蚧 *Sphaerolecanium prunastri* 的天敌^[8]。

水稻害虫寄生蜂:我国南方稻区半翅目害虫寄生蜂种类十分丰富,其中以缨小蜂科 Mymaridae 和螯蜂科 Dryinidae 种类和数量最多^[9]。绿色防控区田埂上种植芝麻、大豆等蜜源植物,可为寄生蜂提供食料,使缨小蜂等的数量明显高于自防区,提高寄生蜂对稻飞虱等害虫的控制能力^[10]。对于寄生幼虫的二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 等优势寄生蜂,应重点发掘其在二化螟 *Chilo suppressalis* 越冬滞育期间(10 月至翌年 3 月)对幼虫种群基数的控害潜力,以降低田间二化螟的越冬基数^[11]。

烟粉虱寄生蜂:近年来国内对烟粉虱 *Bemisia tabaci* 寄生蜂研究较多的种类主要有丽蚜小蜂 *Encarsia formosa*、浅黄恩蚜小蜂 *E. sophia*、海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* 等。邵越等发现种间竞争导致丽蚜小蜂的单雌寄生率显著降低,而对海氏桨角蚜小蜂无显著影响^[12]。王卓等发现释放前适

度饥饿可以明显提高浅黄恩蚜小蜂寄生和取食粉虱若虫的能力^[13]。

蚜虫寄生蜂:潘明真等 2022 年综述了蚜虫寄生蜂在蚜虫生物防治中的应用研究进展。目前记载的蚜虫寄生蜂包括茧蜂科蚜茧蜂亚科 Aphidiinae 26 属 173 种和蚜小蜂科 Aphelinidae 2 属 23 种^[14]。蚜虫的寄主植物种类和品种会间接影响蚜虫寄生蜂的适合度,进而影响寄生蜂的控害效果,辣椒、甘蓝和茼蒿 3 种寄主相比,烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 对辣椒上桃蚜 *Myzus persicae* 的适合度最高,而对甘蓝上桃蚜的适合度最低^[15]。不同浓度 CO₂ 对蚜虫寄生蜂的影响不同,燕麦蚜茧蜂 *A. avenae* 发育速率、寄生率和雌性后代比例均随 CO₂ 浓度升高而降低^[16]。

蔬菜害虫寄生蜂:菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis* 是世界性蔬菜害虫小菜蛾 *Plutella xylostella* 的优势寄生蜂。该寄生蜂携带多种寄生因子,包括毒液和多 DNA 病毒 (polydnavirus, PDV),这些寄生因子调控寄主的代谢、免疫及发育等使其成功完成寄生^[17-19]。万氏潜蝇姬小蜂 *Diglyphus wani* 是为害多种蔬菜的潜叶蝇类害虫的重要抑性外寄生蜂^[20],该寄生蜂繁殖速度快,是我国田间潜叶蝇害虫的优势寄生蜂^[21]。斜纹夜蛾侧沟茧蜂 *M. prodeniae* 对斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 和甜菜夜蛾 *S. exigua* 幼虫均具有较高的寄生效率^[22]。

林果类害虫寄生蜂:橡胶树害虫橡副珠蜡蚧 *Parasaissetia nigra* 主要为害橡胶树,蓝色长盾金小蜂 *Scutellista caerulea* 是其外寄生蜂,33℃ 时寄生效能最大;日本食蚧蚜小蜂 *Coccophagus japonicus* 则是其内寄生蜂,偏好寄生 3 龄幼虫,24℃ 时寄生效能最大^[23-24]。人工释放长尾全裂茧蜂 *Dia-chasmimorpha longicaudata* 可以显著降低为害番石榴的橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的田间种群数量^[25]。瓜实蝇 *B. cucurbitae* 和南亚果实蝇 *B. tau* 寄生蜂已报道多达十余种,其中蝇蛹俑小蜂 *Spalangia endius* 对瓜实蝇的寄生率可以达到 58%^[26-27]。始刻柄茧蜂 *Atanycolus initiator* 是油松蛀干害虫的优势寄生性天敌,可以寄生包括天牛、象甲、小蠹虫、吉丁虫等多种蛀干害虫^[28]。

赤眼蜂的控害作用及应用:我国学者在赞比亚采集到 2 种寄生草地贪夜蛾卵的寄生蜂,经鉴定为黄分索赤眼蜂 *Trichogrammatoidea lutea* 和姆万扎

赤眼蜂 *Trichogramma mwanzai*。这 2 种寄生蜂均能寄生草地贪夜蛾各日龄的卵并顺利完成发育,且 *T. lutea* 的寄生率最高,*T. mwanzai* 的发育时间最短^[29]。梨小食心虫 *Grapholita molesta* 卵经紫外光处理后会使得暗黑赤眼蜂 *Trichogramma pintoi* 的寄生率显著降低^[30]。

目前利用柞蚕卵成功实现大规模商业化饲养的赤眼蜂蜂种仅有松毛虫赤眼蜂 *T. dendrolimi* 和螟黄赤眼蜂。国内学者对多种赤眼蜂组合进行了共寄生测试,并开发了多种基于柞蚕卵为中间寄主的“一卵多蜂”产品,降低了很多赤眼蜂的生产成本。例如,利用松毛虫赤眼蜂和玉米螟赤眼蜂 *T. ostriniae* 共寄生柞蚕卵实现了利用柞蚕卵正常繁育玉米螟赤眼蜂^[31]。对体外培育赤眼蜂的低温贮存技术和耐寒机制的研究表明,人工卵繁殖的松毛虫赤眼蜂最适宜冷藏温度为 13℃,最佳贮存期为预蛹期,最长贮存期为 4 周^[32]。

田间生态环境的多样性能造就更加稳定的栖境,进而提高赤眼蜂的防治效果。研究表明,赤眼蜂取食含糖食物后,寿命和繁殖力增加,有利于种群的延续^[33]。但是,目前关于蜜源植物的田间试验报道还较少,需要进一步研究,测试和筛选出合适的蜜源植物。

寄生蜂对寄主的调控作用:寄生蜂寄生能引起寄主生长发育的变化,比如陈壮美等发现斯氏侧沟茧蜂 *Microplitis similis* 可显著抑制草地贪夜蛾幼虫的生长和取食^[34]。Wang 等发现菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis* 的 miRNA 能够跨界调节寄主蜕皮素受体 (EcR) 的表达来抑制寄主的生长发育^[17]。菜蛾盘绒茧蜂病毒 CvBV 不仅需要自身编码的重组酶,而且需要招募鳞翅目寄主的反转录病毒整合酶才能将自身基因组全部整合到寄主基因组中^[35]。CvBV 的基因 *CvBV-7-1* 能降低宿主小菜蛾酚氧化酶活性,抑制黑化包囊^[19]。菜蛾盘绒茧蜂畸形细胞分泌 trypsin inhibitor-like 蛋白也可以抑制寄主小菜蛾血淋巴的酚氧化酶原被激活^[36]。异腹小环腹瘿蜂 *Leptopilina heterotoma* 和布拉迪小环腹瘿蜂 *L. boulardi* 通过基因的水平转移获得不同的毒液蛋白,分别抑制免疫反应和逃避免疫反应^[37]。菜蛾盘绒茧蜂寄生能够导致寄主小菜蛾肠道中脂合成水平减弱,从而使其体内脂含量显著降低^[38]。布拉迪小环腹瘿蜂也能调控寄主肠道微生物醋酸杆菌 *Aceto-*

bacter pomorum 促使寄主积累脂质,满足寄生蜂幼虫生长发育^[39]。Yang 等发现蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideus vindemmiae* 毒液蛋白 Kazal 型丝氨酸蛋白酶抑制剂能降低寄主黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 血淋巴中晶细胞的数量,抑制寄主血淋巴黑化^[40]。Wang 等发现蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 寄生引起寄主脂质水平发生变化,如导致寄主菜粉蝶 *Pieris rapae* 脂肪体中高度不饱和、可溶性三酰甘油酯(TAGs)的含量升高^[41]。

寄生蜂还能调控宿主的行为,但目前相关研究较少。Chen 等发现布拉迪小环腹瘦蜂毒液蛋白 Es-GAP 引起寄主幼虫中枢神经系统内的活性氧(ROS)水平升高,导致寄主出现逃逸行为,从而避免种内竞争的新机制^[42]。

1.1.1.2 捕食性瓢虫的研究与应用

捕食性瓢虫基因组及部分遗传机制:使用高通量测序获得异色瓢虫 *Harmonia axyridis*、孟氏隐唇瓢虫 *Cryptolaemus montrouzieri*、小短角瓢虫 *Novius pumilus*、稻红瓢虫 *Micraspis discolor* 的高质量基因组^[43-46],结合不同食物处理的转录组分析,表明瓢虫一系列化学感受、消化、解毒和免疫功能基因的表达与食性有关^[44, 47-48],揭示了孟氏隐唇瓢虫引进种群的基因组快速进化历史^[49],明确了昆虫表皮骨化的天冬氨酸-β-丙氨酸-NBAD 途径可以调控异色瓢虫体壁黑色斑点的数量和大小^[50]。从瓢虫基因组中鉴定出一系列编码细胞壁水解酶基因 *cwh*,发现这些基因是从细菌中获得的水平转移基因,具有抗菌功能^[46]。利用基因沉默技术(RNAi)明确了异色瓢虫体壁黑色素是多巴胺黑色素^[51]。通过比较转录组和微生物组推测共生细菌在稻红瓢虫消化花粉时发挥降解花粉内壁纤维素的作用^[43]。

捕食性瓢虫控害效果的影响因子:发现新烟碱类杀虫剂降低七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 种群适合度进而影响其控害效果,因此使用新烟碱类杀虫剂应避免捕食性瓢虫的定殖期^[52]。捕食蚜虫的瓢虫能适应一种来自蚜虫肠道的自由生活细菌 *Serratia symbiotica*,该细菌借助蚜虫肠道和粪便传播给瓢虫^[53]。在低温和短光周期条件下,黄底型异色瓢虫捕食能力均显著高于黑底型,该结果为不同环境条件下捕食性瓢虫释放策略的制订提供了理论依据^[54]。合理的田间空间布局可以提高龟纹瓢虫

Propylea japonica 的迁移数量,有效控制苹果黄蚜 *Aphis citricola* 的危害^[55]。功能植物金盏花 *Calendula officinalis* 可以降低异色瓢虫和龟纹瓢虫的种内和种间捕食作用,此外研究表明花粉充足的温室中,异色瓢虫和龟纹瓢虫的数量也随之增加,其潜在作用机理主要体现在瓢虫生殖力提高以及减少功能团内捕食效应。功能植物的辅助应用可显著提高捕食性瓢虫对设施番茄上蚜虫的控害作用^[56]。

1.1.1.3 捕食螨的研究与应用

捕食螨的生态学:发现为增加叶片叶绿素和果实产量设置的 LED 灯可通过改变植物气味挥发谱而影响叶螨和捕食螨天敌的互作关系,利用远红外线可以增加捕食螨的种群数量;生态系统中微生物群落对捕食螨天敌作用极大。如植物病原菌会对害螨和捕食螨不利,危害二者的互作关系;温室中捕食螨天敌的共生菌群受植物根际和叶际微生物群落影响较大,但却是增加温室生态系统微生物种类、促进流动和扩散的主要生物动力^[57]。

捕食螨天敌应用技术:目前生产上应用较多的捕食螨种类是斯氏钝绥螨 *Amblyseius swirskii*、安德森钝绥螨 *A. andersoni*、巴氏新小绥螨 *Neoseiulus barkeri*、加州新小绥螨 *N. californicus*、胡瓜新小绥螨 *N. cucumeris*、伪新小绥螨 *N. fallacis*、智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis*、柠檬钝近走螨 *Amblydromalus limonicus* 等十余个商品化天敌。捕食螨与其他生防产品协同使用存在诸多问题。如利用球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 和捕食螨联合防治二斑叶螨 *Tetranychus urticae*,生防真菌对天敌的存活和产卵均有害。部分植物源农药也对捕食螨存活有影响。目前备受关注的纳米农药也在捕食螨研究有所涉及,如多种纳米材料复配杀虫/杀螨剂,包括甲螨酯、阿维菌素、灭螨菌素、抗蚜威对捕食螨急性与慢性致死作用的剂量与作用机制将成为未来重要的研究方向^[58]。

1.1.1.4 其他捕食性天敌昆虫的研究与应用

小花蝽:发现 3 种植物预接种东亚小花蝽 *Orius sauteri* 均会降低对西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 和烟粉虱的适合度,但是存在不同程度的差异;与对照相比,在番茄上预接种东亚小花蝽会显著降低西花蓟马的存活率,而在豇豆上预接种东亚小花蝽会显著降低烟粉虱的存活率^[59]。从 8 种新烟碱类杀虫剂中筛选出对靶标害虫西花蓟马毒

性大而对捕食性天敌昆虫东亚小花蝽毒性相对较小,且环境评估低风险的两种药剂——啉虫脒和氟吡呋喃酮^[60]。

草蛉:室内捕食功能评价试验表明,丽草蛉 *Chrysopa formosa* 对多种害虫具有良好防控效能,3 龄幼虫对草地贪夜蛾卵及低龄幼虫具有较高的捕食能力^[61]。南俊科等发现丽草蛉 3 龄幼虫对美国白蛾 *Hyphantria cunea* 卵和低龄幼虫也具有较好的捕食能力^[62]。

蠋蝽:优化用牛奶和鸡蛋、柞蚕蛹等为主要生物成分的人工饲料,筛选出可满足蠋蝽若虫发育的人工饲料配方,蠋蝽体重增加,成虫获得率提高,产卵量增加^[63]。建立了中试生产线,优化替代寄主和人工饲料扩繁工艺,制定生产操作规程,制定产品质量标准,在贵州遵义建立了天敌昆虫扩繁中心,年扩繁蠋蝽 7 000 万头。唐艺婷等测定了蠋蝽 5 龄幼虫对草地贪夜蛾的捕食作用,结果显示蠋蝽对草地贪夜蛾具有较好的控害能力^[64];蠋蝽对小菜蛾、斜纹夜蛾等鳞翅目昆虫、荔枝蝽 *Tessaratoma papillosa* 和绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 等半翅目昆虫、榆兰叶甲 *Pyrrhalta aenescens* 等鞘翅目昆虫均具有较好的控害潜力^[65-66]。

1.1.1.5 天敌规模化生产、应用技术和推广示范

规模化生产的天敌种类:目前我国天敌生产企业主要分布于吉林、北京、天津、河北、山东、浙江、福建、广东、广西、贵州等省(区市)。常用的天敌昆虫主要分 3 大类:防治鳞翅目昆虫的卵寄生蜂,如松毛虫赤眼蜂和螟黄赤眼蜂,以及蛹寄生蜂,如白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea*;防治鞘翅目蛀干害虫天牛、吉丁虫的管氏肿腿蜂 *Sclerodermus guani*、花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides*;防治果树、蔬菜上蚜虫、红蜘蛛的瓢虫和捕食螨。

寄生性天敌释放技术:目前应用面积最广的天敌是赤眼蜂,在东北地区主要是大规模淹没式释放松毛虫赤眼蜂防治亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*,每公顷释放 225 000 头赤眼蜂可防治第一代亚洲玉米螟近 70% 种群,再释放 75 000~150 000 头/hm² 防治二代亚洲玉米螟确保防效,保障玉米产量^[67]。随着国家行业标准“释放赤眼蜂防治害虫技术规程第 1 部分:水稻田(NY/T 3542.1-2020)”公布实施,利用赤眼蜂对水稻螟虫的控制技术更加规范、完善。2014 年—2019 年间吉林省利用混合释放松毛虫赤

眼蜂和稻螟赤眼蜂 *T. japonicum*,防治水稻二化螟的面积从 1 300 hm² 增加到 73 300 hm²^[67]。利用螟黄赤眼蜂防治甘蔗螟虫的面积每年也可达到 10 万 hm²,每公顷释放 5~6 次约 75 000 头赤眼蜂,可以减少 20% 产量损失^[67]。

捕食性天敌释放技术:捕食性天敌中最具规模化应用的是捕食螨,目前应用较为成功的捕食螨主要种类包括斯氏钝绥螨、胡瓜新小绥螨、智利小植绥螨、巴氏新小绥螨、加州新小绥螨等。近年来,利用捕食螨携带生防菌的技术日益发展,结合化学农药施用,构建了捕食螨、生防菌株与化学农药结合使用的害虫害螨防控新策略,在 22 省市区的主要经济作物上应用获得成功。

多种天敌联合释放技术:基于农业生态系统中多害虫、多虫态发生情况,许多研究探索联合释放天敌取得了良好效果,比如丽蚜小蜂与东亚小花蝽联合防治烟粉虱、温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 等,其控制效果优于单一天敌;茄子表面释放巴氏新小绥螨、根系周围释放剑毛帕厉螨 *Stratiolaelaps scimitus*,两者组成立体防护网防治蓟马:巴氏新小绥螨捕食蓟马的卵和幼虫,剑毛帕厉螨攻击蓟马的蛹和成虫。

天敌的保护和助增技术:从不同尺度、空间配置和布局改进农作物单一化种植环境,以改善适宜天敌的生态环境,为天敌提供食物、活动场所和避难所,保护田间天敌种群,有助于增加自然天敌的自然控害作用。比如,在麦田—玉米田系统中,种植蛇床 *Cnidium monnieri* 可以起到保护麦田前期天敌且可作为“桥梁”将麦田天敌转移过渡到玉米田。设施间种植波斯菊等蜜源植物带有助于天敌种群诱集并定殖形成“天敌库源”,对临近温室的害虫防治也有增益效果^[68]。茶园常年种植长节耳草 *Hedyotis uncinella*、间作罗勒 *Ocimum basilicum* 和紫苏 *Perilla frutescens* 等芳香植物和黄金菊 *Euryops pectinatus* 等显花植物给天敌提供转换寄主和庇护所的同时,也可以引诱天敌并为其种群发展提供所需的花粉及花蜜等食物补充^[69]。

1.1.2 微生物杀虫剂的研究和应用

1.1.2.1 细菌杀虫剂的研究和应用

杀虫机理相关的研究:发现苏云金芽胞杆菌 *Bacillus thuringiensis* 的 Cry5Ba 为一种典型的成孔毒素,通过触发钾离子泄漏引起线粒体损伤和能

量失衡^[70]。

新基因发掘与应用相关的研究:解析了对刺吸式害虫稻飞虱高毒力的 Bt 杀虫蛋白 Cry78Aa 的晶体结构,发现该蛋白的杀虫活性与半乳糖等碳水化合物的结合密切相关^[71];揭示了 Bt Cry51Aa1 和 Cry51Aa2,属于气溶素样 β 成孔蛋白的新型 Bt 蛋白,对棉花害虫绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 的活性及其作用机制^[72]。

关键核心技术研发与应用:利用苏云金芽胞杆菌 G033A 研发了我国首例基因工程生物杀虫剂(农药登记证号:PD20171726,商品名:禁卫军),该产品也是我国首个对鞘翅目害虫有效的 Bt 产品,可用于防治番茄上棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、甘蓝田小菜蛾、萝卜田黄条跳甲 *Phyllotreta* spp.、玉米田草地贪夜蛾等,目前已围绕水稻、花生、玉米等作物害虫防控在广州、湖北、山东等地累计推广 1.4 万 hm^2 ,辐射近 2 万 hm^2 ,示范区防效达 85% 以上。筛选出了含有杀线虫晶体蛋白、杀线虫蛋白酶和杀线虫小分子活性物质的对植物线虫具有高活性的 Bt 菌株 HAN055,并利用该菌株研制出了 200 亿 cfu/g 的 Bt 制剂 HAN055 可湿性粉剂(农药登记证号:PD20211358,注册商标“壁垒”)。该产品对根结线虫 *Meloidogyne* spp. 和大豆孢囊线虫 *Heterodera glycines* 常年防效可达 55.6%~82.7%,是国际上第一个获得登记并商业化的防线虫 Bt 制剂,目前已在海南、河北、黑龙江、山东、湖北等地开展推广应用。

1.1.2.2 真菌杀虫剂的研究和应用

昆虫病原真菌产孢的调控机制:有关昆虫病原真菌正常产孢的调控研究明显增多,并鉴定了一批与真菌正常产孢相关的基因。分别敲除正常产孢调控途径的核心基因 *brlA* 或 *abaA* 后,球孢白僵菌几乎不产生分生孢子^[73], $\text{Zn}(\text{II})_2\text{Cys}_6$ 转录因子基因 *BbTpc1* 的敲除突变体的产孢量减少了近 40%^[74]。敲除转录因子基因 *MrSte12* 后,莱氏绿僵菌 *Metarhizium rileyi* 在麦芽糖培养基上的产孢能力严重受损^[75],GATA 型转录因子基因 *MrNsdD* 敲除菌株的产孢量与野生型菌株相比降低了 65% 以上^[76],跨膜蛋白基因 *MrMid2* 敲除突变体的产孢量显著降低^[77]。在罗伯茨绿僵菌 *M. robertsii* 中,与野生菌株相比,APSES 型转录因子基因 *MrStuA* 的敲除菌株产孢量降低 90% 以上^[78],G 蛋白 α 亚基基因

MrGPA1 的敲除菌株产孢量减少了 47%^[79],肌动蛋白调节激酶基因 *MrArk1* 敲除菌株的产孢量减少 58%^[80],聚泛素基因 *MrUBI4* 敲除菌株的产孢量降低了 61%^[81]。在蝗绿僵菌 *M. acridum* 中,与野生型菌株相比,C2H2 转录因子基因 *MaCreA* 的敲除菌株在 1/4 SDA 培养基上的产孢量降低了 95% 以上^[82],转录因子基因 *MaVib-1* 敲除菌株产孢量显著降低,产孢时间提前^[83],转录因子基因 *MaPacC* 的敲除菌株产孢量降低了 50%^[84],腺苷酸形成还原酶基因 *MaAfr^{IV}* 敲除菌株在寄主体表的产孢能力几乎丧失^[85]。

昆虫病原真菌抗逆的分子机制:关于昆虫病原真菌抗逆机制的挖掘包括真菌对紫外、高温、金属阳离子和 pH、细胞壁干扰、氧化、高渗等胁迫条件适应的研究。在蝗绿僵菌中,几丁质酶 CTS1^[86]、C2H2 锌指蛋白 MaNCP1^[87]、氮代谢阻遏途径的核心蛋白 MaNmra^[88]、锚定蛋白 MaOPY2^[89]、HOG-MAPK 通路中的一种保守的传感器激酶 MaSln1^[89]、转录因子 Mavib-1^[83] 和 MaSom1^[90] 对真菌抵御紫外、湿热均有重要贡献。在球孢白僵菌中,Ⅲ类组蛋白去乙酰化酶基因 *BbSirT2*^[91]、 Zn_2Cys_6 转录因子基因 *BbCmr1*^[92]、hsp70 蛋白基因 *BbLsh1*^[93]、脯氨酸旋转酶基因 *Bbfpr3*^[94]、海藻糖-6-磷酸磷酸酶基因 *BbT-PP*^[95]、Rho GTPases 家族蛋白基因 *Bbcd42*^[96] 等敲除后,真菌对紫外、湿热耐受性降低。在罗伯茨绿僵菌中,线粒体中的 G 蛋白亚基 *MrGPA1*^[79]、转录因子 *MrStuA*^[78]、聚泛素 *MrUBI4*^[81] 的敲除菌株对紫外和高温耐受性均显著降低。

昆虫病原真菌侵染致病机制:在蝗绿僵菌中,疏水蛋白基因 *MaHyd3*、*MaHyd4* 和 *MaHyd5* 因荧光增白剂敏感蛋白 MaCwh1 和 MaCwh43 的缺失而下调^[97]。在转录因子 *MaCrz1* 突变体中,2 个 *MaHyds* 基因的表达显著降低,*MaCwh1* 和 *MaCwh43* 的表达因 *MaCrz1* 缺失而降低,说明 *MaCrz1* 可能通过 MaCwhs 部分调控 *MaHyds* 的表达^[97]。在罗伯茨绿僵菌中,*MrHyd4* 的表达受转录因子 *MrCre1* 调控,该转录因子在罗伯茨绿僵菌萌发和附着宿主表面过程中由组蛋白赖氨酸甲基转移酶 *MrKMT2* 介导^[98]。蝗绿僵菌几丁质合成酶家族中的 MaChsⅢ, MaChsⅤ 和 MaChsⅦ 在维持细胞壁疏水表面过程中发挥重要作用^[99]。

杀虫真菌遗传改良:近 5 年来,杀虫真菌的遗传

改良也取得了较大的研究进展。过表达蛋白酶基因 *CJPRB* 和 *CJPRB1* 以及三肽基肽酶基因 *CJ-CLN2-1* 的爪哇虫草菌 *Cordyceps javanica*, 与野生型菌株相比, 对美国白蛾的侵染速度加快, 毒力显著提高^[100]。在蝗绿僵菌中超表达 cAMP/PKA 通路中的关键转录因子基因 *MaSom1*, 蝗绿僵菌的产孢速度显著加快, 孢子对紫外和湿热的耐受性显著增强, 对蝗虫毒力显著提高^[90]。

生产菌株资源与选育: 国内登记的生防菌株主要为防治线虫的厚孢轮枝菌 *Verticillium chlamydosporium*、淡紫紫孢菌(淡紫拟青霉) *Purpureocillium lilacinum* 等菌株(中国农药信息网)。2018 年云南微态源生物科技有限公司采用厚孢轮枝菌菌株登记防治根结线虫; 2021 年, 河北中保绿农作物科技有限公司、山东惠民中联生物科技有限公司、河北上瑞生物科技有限公司、柳州市惠农化工有限公司等公司分别采用 4 个不同的淡紫紫孢菌菌株登记杀线虫剂(中国农药信息网)。自 2018 年后, 国内登记的广谱杀虫真菌菌株有 10 多个, 主要为金龟子绿僵菌 *M. anisopliae* 和球孢白僵菌, 分别由重庆聚立信生物工程有限公司、河北中保绿农作物科技有限公司、吉林省八达农药有限公司等 15 家企业登记。重庆大学夏玉先教授提出了筛选针对一种作物(水稻)全部主要害虫广谱杀虫而不伤天敌的新型菌株选育策略, 从 1 000 多个菌株中筛选出广谱杀虫真菌菌株绿僵菌 CQMa421 菌株, 可以侵染 7 个目昆虫和线虫等 100 多种害虫和线虫, 对天敌安全, 为目前国内外杀虫谱最广的生产菌株。2019 年还发现该菌株对一些病原真菌, 如灰霉菌 *Botrytis cinerea*、晚疫病菌 *Phytophthora infestans*、镰刀菌 *Fusarium* spp.、立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani*、纹枯菌、稻瘟菌 *Pyricularia oryzae* 等 20 多种病原真菌具有良好的广谱拮抗作用。另外, 浙江大学冯明光教授团队从感病螨中分离得到广谱球孢白僵菌 ZJU435, 能防治鳞翅目、直翅目、半翅目和螨类等害虫害螨, 2020 年由重庆聚立信生物工程有限公司在防治粉虱上登记。

制剂研究进展: 杀虫真菌有效杀虫成分为活体菌丝或孢子, 传统杀虫真菌制剂主要为粉剂、可湿性粉剂、颗粒剂等。2018 年, 重庆大学夏玉先教授团队和重庆聚立信生物科技有限公司在研究杀虫真菌保护膜工艺的基础上, 开发出金龟子绿僵菌

CQMa421 可湿性粉剂, 该制剂常温(20~25℃)条件下储藏期 1 年以上。石晓珍利用凝胶包埋绿僵菌孢子制成了凝胶颗粒制剂; 将颗粒剂粒径控制在 60~200 目(297~74 μm)范围, 能均匀分布在田间, 并能克服粉剂易于飞扬扩大污染的缺点。

杀虫真菌农药产业化: 杀虫真菌作为重要的生防资源, 在作物病虫害防治中具有重要的应用潜力, 部分产品已广泛应用于主要病虫害防治。如重庆聚立信生物工程有限公司采用的固态发酵技术, 所生产的金龟子绿僵菌 CQMa421 系列产品, 年产能达上千吨。山东和众康源生物科技有限公司将多种木霉作为饲料发酵菌剂进行商业化生产。江西天人生态股份有限公司、山西科谷生物农药有限公司、湖北省阳新县泰鑫化工有限公司、山西绿海农药科技有限公司等对球孢白僵菌进行大规模生产, 包括颗粒剂、油悬浮剂、水分散粒剂、可湿性粉剂, 用于多种病虫害的防治。

1.1.2.3 病毒杀虫剂的研究和应用

昆虫病原病毒资源的发掘: 目前全球报道的昆虫病原病毒约有 1 000 多种, 近 5 年新发现的有 40 多种, 其中杆状病毒 36 种, 包括核型多角体病毒(NPV)30 种, 颗粒病毒(GV)6 种, 质型多角体病毒(CPV)2 种, 囊泡病毒 1 种, 浓核病毒 2 种。草地贪夜蛾的病原病毒在美洲的阿根廷、墨西哥、巴西, 非洲的尼日利亚和亚洲的中国都有新毒株发现^[101-104]。这些昆虫病原病毒的发掘为研发新的病毒杀虫剂提供了优质资源。

病毒杀虫作用机制的研究: 在病毒与宿主相互作用、与病毒毒力相关的分子机制以及病毒的遗传多样性等方面的研究取得了较大进展。

病毒与宿主相互作用: 近年来对杆状病毒的包涵体释出 ODV(occlusion-derived virus)囊膜表面的病毒口服感染因子(per os infectivity factors, PIFs)复合物, 介导 ODV 与微绒毛膜的结合和融合方面的研究取得重要进展^[105]。通过晶体学手段解析得到 PIF5 胞外域分辨率为 2.2 Å 的晶体结构, 这是首个报道的杆状病毒口服感染因子结构^[106]。NPV 感染美国白蛾后, 在感染组中鉴定出 272 个差异表达基因(DEG), 其中 162 个上调基因和 110 个下调基因。分析表明, 丝裂原激活蛋白激酶(MAPK)信号通路可能与美国白蛾幼虫对病毒胁迫反应中的分子修饰有关^[107]。

与病毒毒力相关的分子机制:病毒的毒力是其作为杀虫剂的一个重要特征。棉铃虫 NPV 的结构蛋白 ODV-E66 具有软骨素酶活性,它能够降解宿主中肠围食膜而促进病毒的感染^[108]。在茶尺蠖 NPV 的高毒力和低毒力分离株感染灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens* 后,宿主体内氨基酸合成途径和核糖体途径相关基因的差异表达数量显著不同^[109]。

病毒的遗传多样性:在 13 种鳞翅目昆虫和 1 种杆状病毒中共鉴定出 18 种相关 SINEs (short interspersed nuclear elements)。这些 SINEs 的反转录活性和拷贝数在不同宿主谱系之间差异很大,宿主—病毒相互作用促进杆状病毒与其鳞翅目宿主之间 SINEs 的水平转移^[110]。

病毒杀虫剂新的应用技术改进:对病毒杀虫剂新的应用技术改进主要表现在如下方面:

剂型的改进:利用海藻酸钙作为微胶囊壳体,并利用壳聚糖、乳清蛋白和聚多巴胺对海藻酸钙进行修饰^[111]。

病毒增效剂的改进:将多巴胺、辣木属植物提取物、大豆黄酮类化合物、甲基阿维菌素、印楝素等加入病毒制剂中,可以提高杆状病毒的杀虫效果^[112]。

杆状病毒的遗传改良:可以将外源基因插入病毒基因组以提高杆状病毒的杀虫活性,例如将黄地老虎 GV 的增效蛋白 En3,蛋白激酶 PK2,针对 *Bantam* 基因的小 RNA 插入 AcMNPV (*Autographa californica* multiple nucleopolyhedrovirus, AcMNPV) 基因组,可以显著提高它们对甜菜夜蛾的活性^[113-115];也可以构建一种含有杆状病毒膜融合蛋白 GP64 的重组病毒,在磷酸三苯脂的作用下,显著提高了 AcMNPV 对草地贪夜蛾的杀虫活性^[116]。

1.2 植物病害生物防治研究与应用

植物病害生物防治是指引入或利用自然界对植物有益的微生物,利用其抗生、重寄生、竞争、捕食和溶菌等生防作用,直接作用于病原物,对病原物的生存或活动产生影响;利用有益微生物的保护、诱导抗病性及促生作用,增强植物的抗病性;利用微生物多样性和植物微生态系的调控作用,改善生态环境,从而实现绿色及可持续防控植物病害的目标。

1.2.1 植物病害生防细菌的研究和应用

1.2.1.1 植物病害生防细菌资源的研究

基于“新方法、新菌种、新基因、新用途”的微生物资源发掘策略,从特殊生境筛选新的生防细菌资

源已成为研究的热点^[117-118]。植物根际促生细菌 (PGPR)、植物内生细菌和海洋细菌等,包括假单胞菌属 *Pseudomonas*、芽胞杆菌属 *Bacillus* 等 20 多个属,具有很强的定殖能力和独特的微生态调控功能,已在小麦纹枯病、油菜菌核病、辣椒疫病和果实采后病害等防治方面显示出良好的应用前景^[119-122]。

1.2.1.2 植物病害生防细菌生防机制的研究

生防细菌发挥生防作用的途径是多种生防机制共同作用的结果。PGPR 可通过其自身的代谢产物或定殖优势直接或间接对植物产生有益的影响,如通过固氮作用、合成铁载体协助宿主植物从土壤中吸收铁离子、合成或促进植物合成生长激素、促进植物根系对多种无机离子的吸收、促进植物根际或叶围污染物质的降解等方式提高植物的抗病性^[123-125]。PGPR 的群体感应信号分子 AHL、挥发性物质和次级代谢产物如 surfactin 等可以作为激发子介导植物产生各种防卫反应^[126-130]。

1.2.1.3 高通量测序等新技术在生防细菌研究中的应用

宏基因组等高通量测序技术为微生物资源研究,包括免培养微生物在内的物种资源和挖掘未知生防细菌资源提供了理论依据和方法。基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学等为生防机理研究提供了更全面和深入的技术支撑^[131-133]。

1.2.1.4 主要代表性研究成果

植物益生菌根际定殖精准调控信号分子研究:PGPR 根际定殖过程包括根际趋化、根表黏附和定殖成膜 3 个步骤;明确了定殖过程中抑制根系局部免疫反应的信号分子;发现分子信号在调控合成菌群核心物种丰度与功能中的巨大潜力^[133-139]。

根际微生物铁载体介导根际菌群与土传病原青枯菌的铁营养竞争:铁是根际的核心稀缺资源,铁载体介导的根际细菌与青枯菌之间的铁竞争是预测土壤微生物群落中细菌—青枯菌共存模式、决定病原菌是否入侵成功以及对宿主植物造成破坏的普遍机制^[140-141]。

谷维菌素的研发:从中药重楼 *Paris* spp. 的内生链霉菌 *Streptomyces* spp. NEAU6 的代谢物中发现了谷维菌素,其特点是环境安全性风险低、对作物安全性高,促进作物健康生长,是我国具有自主知识产权及广阔市场前景的全新植物生长调节剂^[142]。

1.2.2 作物病害生防真菌的研究和应用

近十年来建立和完善的植物微生物组相关理论和技术显著促进了植物病害生物防治研究的发展,从研究队伍和研究成果看,我国在利用有益真菌防治作物病害研究方面发展迅速,挖掘出众多的有益真菌资源,其中木霉属真菌、内生真菌和真菌病毒研究成为了研究热点。

木霉属真菌是研究最为详细的生防真菌,市场上已有多种商品菌剂销售。筛选获得了棘孢木霉 *Trichoderma asperellum*、深绿木霉 *T. atroviride*、哈茨木霉 *T. harzianum* 等 17 种木霉属菌株^[143-147]。研究了木霉与小麦、玉米和黄瓜等作物互作及促生机制^[148-150],及木霉对微生物组群的影响^[151-155]。发现木霉与芽胞杆菌混用可以防控小麦根部病害和赤霉病^[156-157],棘孢木霉与球孢白僵菌混合使用可以防治亚洲玉米螟,共同处理玉米种子通过协调抗氧化与茉莉酸途径促使玉米防虫和抗病增产^[158]。

从小麦、棉花、柑橘等 30 多种植物上分离获得了内生真菌,鉴定出拮抗微生物的次生代谢产物,解析了内生真菌的抗病机制。发现一些昆虫病原真菌也是作物的内生真菌,兼具杀虫抗病功能^[159-162]。将内生真菌白囊耙齿菌 *Irpex lacteus*、稻黑孢霉 *Nigrospora oryzae* 和昆虫病原真菌球孢白僵菌混合培养可以获得拮抗病原菌和对昆虫具有驱避性的次生代谢产物^[163]。发现双子叶植物如油菜、大豆等植物的重要病原真菌核盘菌 *Sclerotinia sclerotiorum* 是小麦、水稻等禾本科植物的互惠性内生真菌,具有促进水稻和小麦等植物的生长和抗病作用,可以加以利用^[164]。一旦这种现象被广泛发现,将显著拓宽挖掘有益微生物的渠道。

真菌病毒是重要的植物真菌病害生物防治资源。在核盘菌、丝核菌 *Rhizoctonia* spp.、葡萄座腔菌 *Botryosphaeria dothidea* 等近 30 种病原真菌中发现了真菌病毒。发现真菌 DNA 病毒 SsHADV-1 可以将核盘菌由死体营养型的病原真菌转变为与植物互惠共生的内生真菌,提出了真菌病毒介导的植物疫苗理念^[165]。真菌病毒促使其寄主由病原菌转变为内生真菌的现象广泛存在^[166-168],预示植物疫苗防病策略应用前景好。首次在真菌中发现报道了类似类病毒的 RNA 分子,预示自然界存在一类新型的植物病害生物防治因子^[169]。

发现茉莉酸、乙烯和水杨酸信号通路与粉红黏

帚霉 *Clonostachys rosea* 诱导番茄对灰霉病的抗病作用有关^[170],明确了转录因子基因 *crtf* 和 MAPK 基因 *crmapk* 等在粉红黏帚霉寄生核盘菌和产孢等方面的功能^[171-175]。创制了用于喷雾的粉红黏帚霉干粉菌剂,发现粉红黏帚霉与琥珀酸脱氢酶抑制剂杀菌剂混合使用对番茄灰霉病的防治具有协同作用^[176]。

解析了盾壳霉 *Coniothyrium minitans* 的基因组序列,从基因层面和转录组层面分析了盾壳霉与核盘菌的分子互作^[177-180],发现盾壳霉可以与油菜长效专用配方肥料混合使用,以盾壳霉 ZS-1SB 菌株分生孢子为唯一有效成分的生物防治菌剂获得了农业农村部的新农药登记证书。

从寡雄疫霉 *Pythium oligandrum* 中发现新的激发子可以提高茄科植物对辣椒疫霉 *Phytophthora capsici* 的抗性并诱导大豆铁死亡,增强对大豆疫霉 *P. sojae* 的抗性^[181]。分离获得了寡雄疫霉菌株并解析了其基因组序列^[182]。发现寡雄疫霉的 Nep1-like 抑制大豆疫霉侵染但不依赖细胞死亡途径和活性氧^[183]。发现寡雄疫霉和另一种重寄生菌缠器腐霉 *Pythium periplocum* 的祖先可能与真菌发生过基因水平转移,并从后者中获得了编码碳水化合物活性酶 CAZyme 的基因^[184]。

开展了利用捕食线虫真菌寡孢节丛孢菌 *Arthrobotrys oligospora*、淡紫紫孢菌等捕食性和寄生性真菌对根结线虫、松材线虫 *Bursaphelenchus xylophilus* 和大豆孢囊线虫的研究,获得了近 20 种寄生和拮抗线虫的真菌资源^[185-186],从分子层面解析寡孢节丛孢菌、淡紫紫孢菌和紫色紫孢菌 *Purpureocillium lavendulum* 等捕食真菌和寄生真菌的功能基因和生防机理^[187-197],筛选出防控松材线虫的真菌资源^[198-200],研究了松材线虫应答噬线虫真菌强力节丛孢菌 *Arthrobotrys robusta* 的分子机制^[201]。

另外,获得并证实了 20 多种对采后病害具有防病潜力的酵母菌类真菌,研究了酵母类生防菌的作用机制^[202-205];将酵母与海藻糖、壳聚糖、低聚壳聚糖等物质混合使用可以提高对采后病害的防效^[204]。研究了近 30 多种真菌的防病潜力,其中印度梨形孢 *Piriformospora indica*^[206-208]、篮状菌 *Talaromyces* spp.^[209-212]、单梗霉 *Simplicillium* spp.^[213-214]、非致病型尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum*^[167, 215] 等的研究比较深入。

1.3 植物线虫生物防治研究与应用

植物寄生线虫种类有 4 100 多种,每年在全球作物上造成 8.8%~14.6% 的产量损失,经济损失约 1 370 亿美元;其在农林上的危害已成为仅次于真菌病害的第二大类病害^[216]。生物防治是控制植物线虫病的有效手段之一。植物线虫生物防治狭义上是指在环境中人为引入能拮抗线虫的活体生物或创造条件利于线虫天敌自然发生而减少病原线虫的种群数量和危害程度^[217]。广义上,植物线虫生物防治包括利用生物活体或其活性代谢产物控制植物线虫病。植物线虫生物防治学科的定位和内容主要聚焦于:生防生物资源的发掘与防效评价、活性代谢产物鉴定及其生物合成与化学合成、生防资源的生防机制、“生防资源—线虫—作物”分子互作、生防菌基因工程改造、生防产品开发与应用。

1.3.1 杀线虫天然代谢产物及代谢调控

2010 年—2021 年发表天然杀线虫代谢产物共 344 个,40% 来自微生物、60% 来自植物;其中 2018 年—2021 年发表的活性化合物 130 个,47 个活性化合物(36.2%)来自中国学者的研究^[218]。第一类化合物:多酮类化合物。中国学者从阿维链霉菌 *Streptomyces avermitilis* 基因工程菌 TM24 报道了杀线虫大环内酯化合物 10 种;其中某些化合物对松材线虫的 LD_{50} 小于 5 $\mu\text{g/mL}$ ^[219];从基因工程菌 AVE-H39 中发现系列阿维菌素衍生物,25-ethyl ivermectin,25-methyl ivermectin 配合使用时对线虫的活性比阿维菌素高 4.6 倍^[220]。第 2 类化合物:萜类化合物和类固醇。近年来报道的这类杀线虫化合物主要来自植物,从牛尾蒿 *Artemisia dubia* 中分离的倍半萜烯对南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 的 LD_{50} 为 38.43 $\mu\text{g/mL}$ ^[221];从臭蚤草 *Pulicaria insignis* 中发现的癸烷倍半萜苷对南方根结线虫的 LD_{50} 为 25.42 $\mu\text{g/mL}$ ^[222]。第 3 类化合物:非核糖体多肽聚酮化合物。这类杀线虫化合物主要分离自微生物,从粉红单端孢菌 *Trichothecium roseum* 中发现的化合物 trichomide D 对孢囊线虫的 LD_{50} 为 94.9 $\mu\text{g/mL}$ ^[223],从长枝木霉 *Trichoderma longibrachiatum* 中分离的化合物 homodestcardin, trichomide B 和 homodestruxin B 对南方根结线虫的 LC_{50} 分别为 149.2、140.6 $\mu\text{g/mL}$ 和 198.7 $\mu\text{g/mL}$ ^[224];从恶臭假单胞菌 *Pseudomonas putida* 和猴假单胞菌 *P. simiae* 中分离到的化合物 cyclo(L-Pro-L-Leu)能抑制南方根结线

虫卵孵化^[225];从嗜线虫杆菌 *Xenorhabdus budapestensis* 发现了 7 个杀线虫活性 $LD_{50} < 50 \mu\text{g/mL}$ 的线性肽化合物,其中 rhabdopeptide-J 的活性最好($LD_{50} = 27.8 \mu\text{g/mL}$)^[226]。第 4 类化合物:芳烃及有机酸类化合物。从 3 种茜草 *Rubia* 植物中分离的醌类化合物对南方根结线虫的 LD_{50} 为 35.22 $\mu\text{g/mL}$ ^[227];从日本曲霉 *Aspergillus japonicus* 分离的 1,5-柠檬酸二甲基盐酸盐酯对南方根结线虫的 $LD_{50} = 0.7614 \text{ mg/mL}$ ^[228]。从寡孢节丛孢菌 *A. oligospora* 中发现化合物 2(5H)-furanone 在浓度 250 $\mu\text{g/mL}$ 下对线虫有强烈吸引作用;呋喃-2-基甲醇在浓度 50 $\mu\text{g/mL}$ 下对线虫有排斥作用;化合物 5-甲基呋喃-2-羧基酯对秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* 的 LC_{50} 为 369 $\mu\text{g/mL}$;麦芽糖醇在浓度为 2.5 $\mu\text{g/mL}$ 下,促进寡孢节丛孢菌网增加 30%^[196]。寡孢节丛孢菌中一类特有的 PKS/TPS 杂合生源少孢素类化合物 Arthrobotrisins 显著提高和促进真菌在多种不同类型土壤中的定殖和生长^[229-231]。从寡孢节丛孢菌中发现化合物 farnesyltoluquinol 在 12.5 $\mu\text{g/mL}$ 下对线虫有较好的抑制率^[232]。

杀线虫代谢产物代谢调控与生物合成的研究主要集中在阿维链霉菌产生的阿维菌素及其衍生物^[233]。将 *bicA*、*ecaA* 克隆到基因工程菌 A229 中可使阿维菌素 Bla 组分的效价提高到 8 100 $\mu\text{g/mL}$ ^[234];Wang 等设计的“动态降解三酰甘油”策略使 Bla 的效价提高了 50%,从 6 200 $\mu\text{g/mL}$ 增加到 9 310 $\mu\text{g/mL}$ ^[235]。在阿维链霉菌 *S. avermitilis* 野生型中过表达 *sav-4189*、*soxR*、*zur* 基因可使阿维菌素的产量分别提高 2.5 倍^[236]、2.4 倍^[237] 和 120%^[238];将抑制阿维菌素产量的基因 *OhrR* 敲除后阿维菌素的产量可比野生型提高 2 倍^[239]。*S. avermitilis* 中的热激因子 HspR 调控阿维菌素的产量,敲除或过表达 *hspR* 基因时,阿维菌素的产量分别降低 43% 和提高 154%^[240]。

1.3.2 生防微生物侵染线虫的分子机制

捕食线虫真菌是自然界中调控线虫种群平衡的主要微生物,这类真菌可形成捕器捕食线虫,捕器的形成和形态发育与真菌的生防能力密切相关^[241]。寡孢节丛孢菌能够产生三维菌网捕器捕杀线虫,寡孢节丛孢菌基因组中存在 7 种 G 蛋白信号(G protein signaling, RGSs),通过基因敲除和表型分析,发现 RGSs 在寡孢节丛孢菌的生长、发育和分化过程

中发挥着重要的功能。敲除 RGS1 的编码基因 *AoFlbA* 后,突变菌株($\Delta AoFlbA$)丧失产生分生孢子和捕食器官的能力;同时突变菌株菌丝细胞中的环磷酸腺苷含量显著升高,说明 RGSs 通过调节 cAMP 的含量调控 G 蛋白信号下游的激酶途径^[242]。RIC8 的作用与 RGS 相反,它能使与 G 蛋白 α 亚基结合的 GDP 磷酸化形成 GTP,从而使失活状态的 G 蛋白 α 亚基成为活化状态。RIC8 能够与 G 蛋白的 α 亚基互作,敲除 *Ric8* 基因将导致突变菌株丧失产生捕器和捕杀线虫的能力^[243]。cAMP-PKA 是 G 蛋白信号下游主要的调控通路,发现腺苷酸环化酶和蛋白激酶 A(PKA)对于寡孢节丛孢菌的菌丝生长、产孢、捕器发育和压力耐受能力发挥重要的调控作用^[244]。丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号途径也是真菌中重要的信号调控通路,在丝状真菌中保守的 MAPK 主要包括 3 条调控通路 Fus3、Hog1 和 Slt2。研究发现 Slt2 与寡孢节丛孢菌的菌丝生长、捕器形成和产孢能力密切相关,突变菌株丧失了产孢和形成捕器的能力^[197, 245]。通过对细胞壁完整性调控通路的主要调控蛋白 PKC、SLT2 和 SWI6 的编码基因敲除和表型分析,发现它们在菌丝生长、产孢、压力耐受、捕食器官形成和捕杀线虫能力等方面发挥重要的调控作用^[197]。

Rab 蛋白 7A(Rab-7A)在寡孢节丛孢菌的生长发育过程中发挥重要的调控功能,突变菌株不能产生捕器和分生孢子^[246]。寡孢节丛孢菌中 Ras 和 Rho 鸟苷三磷酸酶(Ras 和 Rho GTPases)对寡孢节丛孢菌的菌丝生长、捕食器官形成和捕杀线虫能力等方面发挥调控作用^[193, 247]。自噬基因 *AoATG5* 不仅参与寡孢节丛孢菌的生长、产孢、自噬小体的形成;同时还参与细胞核数量、捕食器官形成和形态发育及对线虫捕杀能力的调控^[248]。捕食线虫真菌产生的捕食器官中含有大量的电子致密体,敲除过氧化氢酶体合成蛋白 PEX1 和 PEX16 的编码基因,导致菌株生长迟缓、不能形成捕食器官,产孢能力也显著下降^[189]。捕食器官的形成机制非常复杂,有多种信号途径和细胞过程参与捕器的形成和对线虫捕食能力的调控。

1.3.3 线虫生物农药的开发与应用

在中国农药信息网上,以“线虫”为防治对象进行检索,2018 年 1 月 1 日至 2023 年 3 月 20 日登记的杀线虫农药共 118 个;其中,以噻唑膦、阿维菌素

为单剂或混剂的农药数量最多,分别为 62 个(占 52.5%)和 53 个(44.9%);以活体微生物为有效成分仅 10 个(8.5%),这 10 个活体微生物农药中,淡紫紫孢菌 5 个、厚孢轮枝菌 *V. chlamydosporium* 1 个、蜡质芽胞杆菌 *B. cereus* 1 个、坚强芽胞杆菌 *B. firmus* 1 个、杀线虫芽胞杆菌 *B. nematocida* 1 个、苏云金芽胞杆菌 *B. thuringiensis* 1 个。此外,以氨基寡糖素、印楝素分别登记的杀线虫农药各 1 个。以上数据表明,目前中国的杀线虫剂市场仍以噻唑膦、阿维菌素和氟吡菌酰胺(拜耳股份公司 2012 年登记)为主;线虫生物农药整体表现出登记数量少、生防菌种类少、剂型单一、生防机制不明等问题。杀线虫芽胞杆菌 B16 粉剂是近年来作用机制最为清晰的线虫生物农药新产品之一,由云南大学登记,母药为 100 亿 cfu/g(PD20211349)、制剂为 5 亿 cfu/g(PD20211362),登记对象为番茄根结线虫病。

1.4 植物免疫机制研究与应用

1.4.1 植物免疫机制研究进展

剖析植物免疫系统的运作机制对于开发新型植物免疫调节剂及从作物角度理解指导生物防治工作具有重要意义。《植物免疫研究与抗病虫绿色防控:进展、机遇与挑战》一文对我国近 20 年来在植物免疫学领域的研究进行了系统的梳理;从各项数据来看,我国在植物免疫学研究的多个领域已跻身世界先进行列,甚至在少数方向完成了赶超,处于世界领先水平,为我国乃至世界农作物绿色防控技术的发展提供了重要的理论基础和科学依据^[249]。近 5 年来,我国在该领域的研究继续保持着良好的发展态势,成绩斐然^[250-280]。如:首次报道了细胞膜受体蛋白具有“免疫识别受体”和“抑制子”的双重功能^[266];首次揭示了植物中的抗病小体 ZAR1^[263];首次正面揭示了植物两大类免疫通路 PTI(pattern-triggered immunity)和 ETI(effector-triggered immunity)的协同作用模式^[272]等。

1.4.2 植物免疫诱导剂研究进展

植物免疫基础研究也推动了包含植物免疫诱导剂创制在内的应用研究的发展,目前研究较多的植物免疫诱导剂可分为糖类、蛋白类、小分子类 3 类。

1.4.2.1 糖类植物免疫诱导剂

在糖类诱抗分子相关研究上的持续深入,拓展了我国在糖类植物免疫诱导剂制备上的选择范围和

研发方向^[281-286]。如:发现 $3^1\text{-}\beta\text{-D}$ -纤维二糖基—葡萄糖和 $3^1\text{-}\beta\text{-D}$ -纤维三糖基—葡萄糖是两种新型 DAMPs (damage-associated molecular patterns) 分子,可诱发水稻免疫响应^[284];揭示了几丁寡糖通过引起植物气孔关闭来抵御病菌入侵的诱抗新机制^[283];首次发现了寡糖可通过非规范模式调节植物蛋白 *N*-糖基化修饰,从而改善植物在 *N*-糖基化受损时的抗病能力,从糖生物学角度为糖类分子的诱抗机制研究提供了新思路^[281]。

1.4.2.2 蛋白类植物免疫诱导剂

新型蛋白类激发子的发现、鉴定,不仅加深了人们对植物—病原互作过程中分子机制的认知,也为蛋白类植物免疫诱导剂的研发提供了广阔前景。如:大豆疫霉的质外蛋白酶 AEP1 是一个典型的 PAMP (pathogen-associated molecular pattern)^[287];黄萎病菌 *Verticillium dahliae* 的果胶酸裂解酶 VdPEL1,可激发多种植物的免疫响应^[288];发现苹果腐烂病菌 *Valsa mali* 中的小分子蛋白 VmE02 能够诱导多种植物的免疫响应^[289];发现稻曲病菌 *Ustilaginoidea virens* 中的磷脂酰肌醇锚定蛋白 SGP1 能够激发水稻免疫响应,增强水稻的广谱抗性^[290]等。值得一提的是,目前关于蛋白类免疫激活剂的制备还停留在常规的蛋白表达工程菌发酵阶段,合成生物学新技术的介入还有所不足。

1.4.2.3 小分子类植物免疫诱导剂

国内学者在新型小分子类免疫诱导剂研发上开展了系列工作,这些工作和糖类、蛋白类分子的相关工作为我国绿色农业的发展提供了重要的理论指导。如:以吡啶类和巯基类化合物为原料,合成了 20 余种具有植物诱抗活性的小分子化合物^[291];发现宛氏拟青霉 *Paecilomyces variotii* 发酵提取物“智能聪(ZNC)”可诱发植物产生强烈的免疫响应、增强植物抗性^[292-293];发现褪黑素预处理可激发葡萄免疫响应,提高葡萄果实对灰霉菌的抗性,延长果实的保鲜时间^[294]等。

1.4.3 植物免疫诱导剂产品研发及应用进展

我国学者近年在植物免疫分子机制、各类植物免疫诱导剂挖掘及制备技术等研究领域所做出的卓越贡献,为植物免疫诱导剂产品研发及应用打下了坚实的理论基础。

1.4.3.1 产品登记及产业化

据不完全统计,2018 年—2023 年期间,我国新

登记的具有免疫诱导功能的农药 89 个,其中以糖类生物农药居多。值得一提的是,除了已经登记的产品外,还有包括多种寡糖、维大力(蛋白类激发子)、智能聪(微生物提取物)等尚未登记的同时具有促进生长与免疫诱导功能的产品,也在农业生产中得到了有效的应用。

1.4.3.2 剂型与应用技术研究进展

在前期植物免疫诱抗剂叶面喷施等常规应用技术的基础上,国内团队也对这些制剂的施用方式进行了包括种子处理、土壤处理、复配混用、果实采后浸泡处理等^[295-298]在内的系列摸索,力求发挥出相关药剂的最佳效果。此外,在农药施用设备方面,随着农业装备现代化的不断推进,植保无人机(UAV)近年来一直处于快速发展阶段,因其作业效率高、地形适应性广、适用安全等特点,被广泛应用于农林病虫害杂草的防控。

1.4.3.3 实际田间应用情况

国内学者研发的包含糖类、蛋白类、小分子类农药在内的多种植物免疫诱导剂,已被广泛地应用于我国农业生产的各个领域,为我国农业发展创造了巨大的经济效益。

1.5 昆虫性信息素的研究和应用

成虫在性成熟时为了求偶和交配的目的,雌或雄成虫在体内性腺中生物合成释放引诱同种异性的化合物,这类化合物具有种的特异性,称为昆虫性信息素,俗称性诱剂。昆虫性信息素一般采用诱捕、诱杀和交配干扰应用于种群监测和害虫防控中。研究范围包括从气味分子、嗅觉基因、嗅觉编码到行为,例如性信息素化学结构鉴定、周缘和中枢神经生理和行为反应机制、田间配比优化及其防控效果评价、以及遗传和进化等。这些分子生物学研究有助于鉴定活性化合物,即逆向化学生态学方法^[299]。化学结构鉴定主要在鳞翅目、鞘翅目、半翅目等种类,其详细数据可以从 <https://www.pherobase.com/> 检索。

性信息素识别的分子机制从传统的种内拓宽至种间性信息素的识别^[300]。天敌对寄主性信息素的识别^[301]和寄生蜂种内性信息素的鉴定及其嗅觉识别的分子机制^[302]有了新的进展,其突破为更好地监测和利用自然天敌提供了潜在的新技术和思路。性信息素的绿色化学合成有了快速发展^[303]。如何解决性信息素的变异及嗅觉适应性,在生产中是一个

难题。对于非迁飞性害虫的诱捕,可采用多配比诱芯组合的方法^[304]。为解决迁飞性害虫性诱监测,性诱智能测报系统采用双通道同时监测不同虫源地害虫的种群动态^[305]。性诱测报制订有农业农村部行业标准(NY/T3253-2018 和 NY/T2732-2015)。至今已正式登记了 13 个昆虫性信息素。

1.6 新方法和新技术研究与应用

近年来,新方法和新技术在生物防治学科中的研究和应用不断增多,主要包括基因编辑与基因驱动、纳米材料与 RNAi 技术、酶抑制技术等。在此主要总结近 5 年在基因编辑与基因驱动、纳米材料与 RNAi 技术方面的研究与应用进展。

目前,利用 CRISPR/Cas9 系统已经成功鉴定并解析多种参与昆虫翅型发育^[306-308]、胚胎发育^[309]和幼虫生长发育^[310-311]等的相关基因功能。在昆虫信息素^[312]、气味结合蛋白^[313]和性别决定机制^[314]等方面也取得了重要进展。CRISPR/Cas9 基因编辑系统在家蚕抗病毒方面也有应用,成功构建了抗 BmNPV 家蚕品系,该品系对 BmNPV 感染的抵抗力显著高于野生型家蚕^[315-316]。CRISPR/Cas9 基因编辑系统也被应用于降低害虫抗药性和农药作用位点鉴定等方面。敲除棉铃虫中解毒酶基因簇 *HuCY6AE* 降低了棉铃虫的抗药性,杀虫剂处理后显著降低棉铃虫的存活率^[317]。敲除 *HanAChRa6* 后棉铃虫对多杀霉素和乙基多杀菌素的抗性增高,而敲除 *HanAChRa7* 后对棉铃虫的抗药性无显著影响^[318]。此外,Asad 等基于靶向 *Pxyellow* 基因的研究成功驱动 EGFP 在小菜蛾中表达,构建了小菜蛾 CRISPR/Cas9 基因驱动体系^[319]。CRISPR/Cas9 基因驱动系统在害虫防治应用上展现了巨大的潜力,将是未来害虫防治的主要手段,有助于解决害虫抗药性和化学农药使用带来的环境污染等问题。目前,基因驱动的效果已经得到了很好的验证,相信随着研究的进一步深入,该项技术存在的问题能得到有效解决并广泛应用到害虫的防治中。

基于 RNAi 的病虫害防治策略长期以来是植物保护学的研究热点,领域内专家发表了相关综述^[320],还出版了一本专著《RNA 干扰——从基因功能到生物农药》^[321]。目前,大量的潜在 RNAi 靶基因不断被筛选出来,为病虫害的遗传学防治提供了丰富的候选靶标。但 RNAi 在病虫害防治方面的应用还处于起步阶段,靶标有害生物的 dsRNA 吸收

效率低,同时免疫系统会阻止外源 dsRNA 进入自身细胞并将其降解,从一定程度上降低了基因的干扰效率^[322-323]。近 5 年,纳米技术在农业领域发展迅猛,推动了传统农业在交叉学科领域的不断深化发展。以纳米材料为载体高效携带外源核酸,诱导基因转化和实现高效 RNAi 已成为国内外研究的热点。在农业领域,纳米粒子可以经过修饰作为一种药物载体,快速包裹药物分子,提高大颗粒、难溶农药分子的分散性和穿透力,提升农药分子的附着力和利用率,因此,利用纳米粒子开发新型农药已成为国内外的研究热点^[324]。目前应用较为成熟的核酸型纳米载体包括壳聚糖、脂质体、层状双氢氧化物、聚乙烯亚胺、聚酰胺—胺树枝状聚合物等。在植物病害防控领域,筛选获得了可靶向疫霉菌 *CesA3* 和 *OSBP1* 关键区域的 *CesA3*-/*OSBP1*-dsRNAs,制备了聚乙二醇异丙烯酸酯(PEGDA)功能化的碳点纳米颗粒(CDs),其可以通过静电结合等作用力高效装载 dsRNA,能有效防治辣椒疫霉感染^[325]。在害虫防控领域,利用壳聚糖和脂质体递送 dsRNA 饲喂二化螟幼虫,致死率分别达到 55% 和 32%^[326];利用成本低廉的农用型纳米载体创制了一种纳米载体介导的 dsRNA 经皮递送系统,将纳米载体/dsRNA 复合物点滴于靶标有害生物,即可实现高效的 RNAi^[327];还构建了一个由聚乙二醇和壳聚糖组成的载体系统,喷施该载体包裹的褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 几丁质合成酶基因 A 的 dsRNA,褐飞虱的死亡率达 65%^[328]。目前,廉价、绿色、高效的 RNA 农药载体创制刚刚起步,优良的纳米载体的创制涉及材料学、化学、生物学科的深度融合。在 RNA 生物合成领域,虽然在一定程度上解决了 dsRNA 生产成本高昂的难题,但 RNA 农药的防效偏低,仍然与化学/植物源农药存在差距,如何进一步提升靶标有害生物的防控效果需要进一步深入挖掘关键 RNAi 靶标基因,同时对 RNAi 的脱靶效应进行评价,以保证 RNA 农药的生物安全性。这些问题将是下一步 RNA 农药创制的重要研究方向。

2 国内外发展比较

通过对我国天敌资源的研究和挖掘,国内天敌昆虫的种类进一步丰富,优势种也不断发现。但与欧美发达国家相比,我国仍存在很明显的差距。在基础研究方面,寄生蜂调控寄主的分子机制研究达

到国际领先水平,但所涉及的天敌种类还较少,需要扩充。天敌的规模化繁育方面,虽然已开发了赤眼蜂等天敌产品,但其控害作用评价还不够充分细致,天敌繁育的人工饲料或替代饲料依然有较大的研发空间。目前可应用的天敌昆虫种类和规模仍偏少,需要进一步扩大。田间使用过程中,人工释放的天敌昆虫的效能评价还不深入,亟须加强。生产天敌产品的企业数量和规模虽有增加,但仍不够,需要进一步加大支持。

我国的细菌杀虫剂基础研究水平基本上与国外处于并跑阶段。世界范围内细菌杀虫剂(主要 Bt)的基础研究均进入了深水区,在这种情况下想提出新理论、新机制比较困难。因此,新思路和新技术的运用显得尤为关键。2020 年西班牙玛格丽塔·萨拉斯生物研究中心(Centro de Investigaciones Biológicas Margarita Salas)研究团队使用冷冻电镜在国际上首次解析了 Bt Vip3 蛋白的孔洞结构,解决了 20 年悬而未决的问题。杀虫蛋白结构的解析可以破解很多关键技术难题,因此我国在新技术的运用和新思路的突破方面仍然有待加强。我国微生物杀虫剂产品开发水平迅速提高,除了上述 Bt 产品外,湖北省生物农药工程研究中心将开发的一款对叶螨高活性的“微生物杀螨剂”—死亡谷芽胞杆菌 *Bacillus vallismortis*,于 2022 年 4 月以 5 000 万元的价格成功转让给企业。但我国微生物杀虫剂研发主要依靠科研院所和高校等科研单位,研发效率、财力、人力和物力均无法与国外跨国大公司相提并论。此外,由科研单位而非企业牵头的微生物杀虫剂开发可能存在创新研发与产业化联系不紧,导致产品转化难的问题。抗虫作物是杀虫微生物(主要为 Bt)杀虫基因的主要出口,但目前国际上应用在农作物中的抗虫基因主要掌握在跨国公司手中。我国目前的 Bt 杀虫基因的发掘技术和能力已经逐步超过国际上其他国家,成为国际上发掘 Bt 杀虫新基因最多的国家。但这些新基因仍存在与已知基因相似性高或杀虫活性没有已知基因强的情况。国外目前将很大精力放在非 Bt 杀虫基因的寻找上,而我国在该领域成果不多,尚处于探索阶段。

我国在杀虫真菌领域近年来在菌种资源库,杀虫真菌分子改良与工程菌构建,杀虫真菌产孢、抗逆、毒力相关功能基因挖掘等方面取得重要进展,特别是在杀虫真菌农药的应用技术和产业化方面已达

到国际领先水平,基本解决了重要害虫“无生物农药可用”的难题。但是,迄今仍未有分子育种技术改良的生产菌株投入应用,杀虫慢、田间防效稳定性差、储藏期短、成本较高等问题仍然突出,因此重点围绕杀虫真菌农药“管用”“好用”和“用得起”等方面,加大重要生防性状形成机理研究的力度,尤其是杀虫真菌活性物质代谢及调控机制、与寄主昆虫特异互作的分子机理以及杀虫真菌产孢及多抗性调控的分子机理等方面的基础研究,建立无外源 DNA 转化体系,为充分挖掘杀虫真菌的生防潜力奠定基础,以满足规模生产和大面积应用的要求,促进杀虫真菌产业的高质量发展。

我国在杆状病毒口服感染的分子机制以及昆虫抗病毒天然免疫反应机制方面的研究处于国际前沿水平。杆状病毒系统发育学走向全基因组深度分析是大势所趋,杆状病毒分离株基因组的嵌合是否会显著影响其作为病原体的适应性是值得关注的科学问题,这一方面国内、外学者都在积极跟进。在宿主对杆状病毒的抗性方面,德国在苹果蠹蛾对 GV 的抗性机制方面的研究处于先进水平,我国在家蚕抗 NPV 的机制方面也做出了大量的工作。在病毒类生物农药的研发方面,全球近 5 年报道的病毒分离株约 45 个,中国科学家发现的占 17 个,可见我国在昆虫病原病毒资源的发掘方面占有领先地位。近 5 年全球在杆状病毒杀虫剂方面的专利有 101 项,其中国外专利 16 项,而我国的相关专利 85 项。国外引起关注的专利包括:利用哌替啶噻唑(WO2022130188-A1),磷酸镁和磷酸钙(WO2022053640-A1),酰胺衍生物(WO2022004673-A1),二酰肼、甲二胺、异噻唑啉(WO2022034611-A1),甲氧基丙烯酸酯(WO2017017234)加入病毒生物农药,以提高其杀虫效果;利用石蜡作为壳包裹病毒颗粒提高病毒制剂抗紫外能力(US2021015106);针对杆状病毒凋亡抑制基因 RING 区的 18 nt 反义 DNA 片段(RU2016122543-A)作为杀虫活性成分。我国在杆状病毒杀虫剂方面的专利主要涉及以下 6 个方面:1)新发现病毒的应用,如抗草地贪夜蛾病毒杀虫剂(CN112342199B),防治螟虫广谱杆状病毒生物农药(CN106417378B),黄杨绢野螟核型多角体病毒(CN111117971A),草原毛虫核型多角体病毒(CN110669737A)等。2)剂型的创制与改进,如美国白蛾核型多角体病毒水分散粒剂(CN107637591A),昆虫

核型多角体病毒干悬浮剂(CN106857505B),美国白蛾核型多角体病毒乳浊液(CN110055226A)等。3)与其他农药联合使用,如将病毒与甲维盐(CN109769857A),白僵菌(CN108739865A、CN108617695A),氟氯虫双酰胺(CN109845746A),氯虫苯甲酰胺(CN109805031A),甲氧虫酰胺(CN106417382A),雷诺丁受体或二酰氨(US201514730597)等混用。4)在病毒制剂中加入增效剂,如山奈酚(CN113973826B),染料木素(CN113994966A),香豆素(CN113994967A),大蒜素(CN113973825A),蜕皮酮(CN111727980B)等。5)生产、加工、使用方法,如核型多角体病毒野外扩增装置(CN215123637U),斜纹夜蛾核型多角体病毒粉剂配方及其传播方法(CN109964928A),棉铃虫核型多角体病毒自传播装置及方法(CN108174833B)等。6)其他与昆虫病毒相关的技术,如棉铃虫蛹卵巢细胞系(CN112695010B),东方黏虫蛹卵巢细胞系(CN112760277B)的构建,包装大量外源蛋白的重组质粒(CN106701826B),检测核型多角体病毒的PCR引物、试剂盒(CN110578018B、CN110484657A、CN105950782B、CN109295258A、CN106755569B、CN105648113B、CN106350610A)等。

在病毒类生物农药的应用方面,截至2022年我国登记的病毒杀虫剂有11种,约62个产品,比2017年多一个品种,产品数量则减少了3个。2023年初,草地贪夜蛾专一性的病毒母药和悬浮剂,以及广谱的芹菜夜蛾病毒杀虫剂母药和悬浮剂获得了登记,进一步丰富了我国病毒杀虫剂的品种。2022年美国登记的病毒杀虫剂有13种,约14个产品,比2017年多2个品种,产品数量则增加到了34个。2022年加拿大登记的病毒杀虫剂有10种,约12个产品,比2017年多4个品种,产品数量则增加到了12个。可以看出,我国在病毒类生物农药的品种和产品数量上与发达国家相当,相关的专利数量全球领先,但产品质量控制和应用技术方面亟待加强^[329]。

我国在植物病害生防细菌研究方面主要表现为:1)生防细菌资源的源头创新与国外研究差距明显。目前仍然以芽孢杆菌和假单胞菌居多,从湿地、高(低)温、高盐(碱)以及深海等特殊生境筛选生防细菌资源的研究报道较少;在筛选技术方面,国内仍然以传统的分离培养技术为主。生防细菌资源的源头创新与国外的差距明显。2)生防细菌的遗传改良

和有益基因利用等方面需要加强。目前真正能规模化生产并应用的菌株(产品)较少,其原因除研究与开发过程中上、中、下游环节缺乏协同攻关的研发氛围外,生防自身存在的缺陷如遗传稳定性差、效价低、防治谱窄、防效不稳定等是制约菌剂研制和推广应用的内在因素。通过分子生物学技术对生防细菌进行遗传改造,可增强生防细菌的遗传稳定性、环境适应性以及代谢活性物质的产生能力等,国外已有多个成功的案例,但我国在这方面还处在探索阶段。

我国在植物线虫生防细菌研究方面呈现如下特点:1)在线虫生防微生物资源发掘方面:近年来国内外报道的线虫生防菌新种类不多。云南大学的“中国西南野生生物库——微生物分库”是国际上唯一以线虫生防菌为主体的菌种库,目前保藏的线虫生防微生物种类和数量占全国的90%、全球的32.5%,包括线虫生防微生物新属5个、新种75个;同时,还保藏了线虫生防微生物中发现的活性化合物586个,包括新化合物152个,新骨架化合物28个,是全球最大的线虫生防微生物资源库。2)在杀线虫天然代谢产物及代谢调控方面:2010年—2021年发表的天然杀线虫代谢产物共344个,其中2018年—2021年发表的活性化合物130个,47个活性化合物(36.2%)来自中国学者的研究^[218]。有关杀线虫化合物的生物调控研究,目前国内外主要聚焦在阿维菌素及其衍生物的代谢调控,从文献分析来看,这方面50%左右的工作是中国学者报道的。由此来看,中国学者在此领域的研究处于领先水平。3)在线虫生防微生物侵染线虫的分子机制方面:近年来这一领域代表性的成果是对捕食线虫的真菌模式种寡孢节丛孢菌捕器形成、生长、发育和分化过程等与捕食线虫活性密切相关的基因及其信号途径的研究。这方面的工作基本上是由云南大学线虫生防团队完成,代表了该领域的领先水平;将这些研究结果应用到基因工程菌改造并加以应用是国内学者在将来需要加强的工作。4)在线虫生物农药的开发与应用方面:整体而言,线虫生物农药在国际杀线虫农药市场上的份额很低($\leq 10\%$),绝大多数国家 $\leq 5\%$ 。与美国等发达国家相比,中国线虫生物农药整体表现出登记数量少、生防菌种类少、剂型单一、生防机制不清楚、防治靶标少等不足。

在植物免疫研究方面,我国已经是免疫机制研究的最重要与最领先的国家之一。在植物领域主要

期刊及重要综合期刊上发表的本领域高水平论文,我国已名列前茅。在植物免疫诱抗剂产品研发领域,我国现有产品类型、数量在国际上均具有一定优势,尤其是糖类植物免疫诱抗剂具有显著的优势。但在新产品创制及制备技术上,近年来进展稍缓,在蛋白高效表达等技术与国际相比还有待加强。在实际应用上,目前我国已经涌现了以氨基寡糖素、寡糖链蛋白等为代表的大宗产品,在产品使用量、应用作物、应用面积等方面也处于国际领先。

在昆虫性信息素研究领域,有关性信息素在酵母和植物中的生物合成及其产业化方面,国际上已有显著突破并逐步成熟,一些企业实现产业化生物合成,而国内企业还没有开展类似工作。在国家循环经济和绿色产业发展趋势下,国内企业必须迎头赶上。性诱测报,特别是自动智能化测报的技术水平、推广数量及其范围,我国明显走在前面,但在数学模型的构建和预测预报的实际应用上需要进一步加强。

3 存在的主要问题、发展趋势与对策建议

在天敌昆虫研究和应用中,以下几个方面有待加强:1)天敌昆虫的资源挖掘及产业化开发,包括天敌昆虫的人工饲料研制。2)高效天敌昆虫的性状与研发。基因编辑和转基因技术体系在寄生蜂研究中还很少,应当加大科研投入力度,在重要的寄生蜂种类中建立基因编辑和转基因技术体系。同时,通过比较不同种寄生蜂的寄生效率,不同种寄生蜂在生活环境胁迫下的生存曲线,获得相应的控害潜能指数。通过基因组、转录组和蛋白质组等大数据分析手段,发现寄生蜂高效寄生的关键基因,并揭示其分子作用机理,为寄生蜂品种改良提供理论和技术储备。3)天敌昆虫控害效用的提升。田间生态环境的多样性,能造就更加稳定的栖境,进而提高寄生蜂的防治效果。碳水化合物作为大多数寄生蜂生命活动和生理过程的能量来源,直接影响着寄生蜂的寿命和繁殖力。所以,田间蜜源植物的种植可能会作为辅助因子,增加寄生蜂的控害效能。但是,目前关于蜜源植物的研究和田间试验报道还不多,需要进一步的研究和筛选出合适的蜜源植物。4)加强交叉学科的互融互促,特别是生物信息学、合成生物学、模型统计学等新老学科要在天敌领域发挥重要作用。5)开展以复合型实用技术为目的的田间研究,明确

单项技术之间的互作效应,从而增加生物防治多技术融合的边际效益。

利用微生物进行杀虫、防病、促进作物生长是农业绿色发展的主流方向之一。因此,针对我国重要作物的主要虫害、病害和生长特性选育出适于特定作物的兼具杀虫、防病、促生等功能的微生物,并开展相关作用机制研究,将为新型微生物产品研发与应用技术研究奠定基础。创制出兼具杀虫、防病、促生功能的微生物产品可大大提高农产品的产量和质量、简化栽培技术、提高生产效率,提高田间防效,降低生产成本,必将极大地推动我国农业产业的技术进步,促进农业绿色发展。在细菌杀虫剂菌株方面,加强与农药剂型团队合作,开发更多微生物杀虫剂的新剂型和助剂,以解决微生物杀虫剂速效性和持久性差、抗紫外能力弱等“痛点”;目前针对一些在我国为害严重的害虫尚未开发出高效的细菌杀虫剂产品,如蚜虫、蓟马和烟粉虱等尚待开发更广谱的细菌杀虫剂;目前微生物杀虫剂研发主要在科研单位,或多或少与发酵生产和田间应用有一定脱节。因此科研单位应更多地与生产企业和田间对接,筛选杀虫高效且发酵性能好的菌株;开展更多的田间防效试验,掌握施药方式和规律,开发配套施药设备和技术。在细菌杀虫剂基因方面,目前Bt杀虫新基因发掘工作已经进入瓶颈,使用常规方法很难再有重大发现,引入颠覆性技术迫在眉睫。将人工智能引入杀虫新基因发掘中可能为破局之策。未来我国以抗虫作物为目标的新基因挖掘工作应在坚持Bt杀虫基因挖掘的基础上加强关注非Bt类杀虫基因的开发工作。在昆虫病原病毒研究和应用方面应重点关注以下几点:1)致力于新产品的技术创新:主要包括昆虫病原病毒重要杀虫功能基因大规模发掘、功能鉴定,杀虫活性的大规模、高通量筛选,病毒的遗传改造,以及环境相容性、稳定性好的剂型研发,推进生产工艺、加工技术及产品剂型的现代化。2)加强知识产权管理:对已登记的病毒毒株进行分子鉴定,对新申请登记的产品统一毒种鉴定并录入数据库,保护毒种的知识产权,支持原始创新。3)做好产品的质量评价:完善病毒类生物农药的加工工艺、产品质量标准、质量保证期、冷热储稳定性、有效性影响因素等,规范其安全合理使用技术规程。4)建立标准体系:做好病毒类生物农药相关技术标准的制定,建立健全其标准体系,包括国际标准、国家标准、行

业标准、地方标准、团体标准,也包括产品质量标准、检测方法标准、评价方法标准等,为病毒类生物农药产业发展提供技术支撑。

我国在植物病害生防细菌方面存在的主要问题有:生防细菌的菌种选育、生产工艺和工业化生产研究相对滞后,其原因一是绿色植保、生态植保的植物病害防治理念尚未广泛形成;二是植物病害生物防治在防治效果和产品研发等方面存在诸多亟待解决的问题,如防效不稳定、见效慢、成本高、产品货架期短等。此外,相关科研成果转化效率低,大量研究成果仅停留在试验水平。针对上述问题提出对策建议如下:1)重视特殊生境生防细菌资源的发掘,加强现代生物学技术在资源发掘中的应用;2)关注植物微生态系统,以生防菌—植物—病原物—微环境为研究体系,重视生防细菌生物学和遗传特性的重要性,建立高效的试验模型和互作模式,完善应用理论基础;3)进行遗传改良和有益基因利用,扩大生防细菌的应用范围;4)加快研究成果的快速转化和推广应用;5)加强科研人才队伍建设,提升我国植物病害生物防治在国际上的竞争力。

在植物线虫生防研究方面,我国存在的问题主要为:线虫生防微生物资源挖掘,侵染机制、活性化合物及生物合成调控研究,生物农药的开发与应用等方面,国内团队基本上是各自为阵,多数团队仅集中于某一方面研究,缺乏以产品开发和应用为目标的研究力量和资源整合;因此,在应用基础研究和产品开发应用方面很难产出标志性成果和产品。建议组织国内植物病原线虫生防领域的知名学者,从顶层设计开始,分析和凝练出我国该领域亟待解决的科学难题和应用问题,利用国家重点研发计划等项目,组合优势研发队伍、协同攻关。

我国在植物免疫机制研究与应用方面都取得了显著的进展,但也还存在一些制约问题亟待解决。其中,最重要的问题及发展趋势:1)基础研究成果的应用转化。目前,我国科学家在植物免疫基础研究领域已经取得了大量丰硕的成果,如能将这些基础研究成果高效地应用于生物防治领域,将进一步加强我国在此领域的领军地位。2)植物免疫诱导剂品类拓展、生产工艺与质控技术提升。虽然我国现有植物免疫诱导剂的产品已超百种,但仍存在着发展不平衡、生产工艺相对简单、质控标准模糊等诸多问题,解决这些问题,未来可能需要植物病理学家、植

物保护学家与生物化工、发酵工程、精细化工、人工智能等领域科学家以及质量监管部门的通力合作。3)实际应用技术的细化与优化。目前关于这些新型农药制剂的用法、用量尚不够规范,未来也仍需要研究者、生产者、应用者合作,开展更多的试验示范,摸清植物免疫诱导剂的广谱应用规律及特定条件下的应用特点,制定更多的精准使用方案,从而推动其更大规模的应用。4)提升认知、优化管理。近年来对于植物免疫、植物免疫诱导剂产品的认知已经有了翻天覆地的变化:从定位不明到有专门品类并被推荐应用,从理念的不被认可到研究热点,从企业兴趣寥寥到关注颇多,从开展田间试验都存在困难到已经实现大规模应用,应该说已到快速发展期。但仍需从各层面进一步加大宣传力度,进一步提高认知度;另外,从政策管理的角度,我们也呼吁能基于植物免疫诱导剂自身的特点,在农药登记、推广应用等政策上加以支持,从而更好地推动这个契合国家发展战略的学科方向的前进,在生物防治乃至植物保护领域做出更大的贡献,为我国农业绿色可持续发展提供助力。

昆虫性信息素作为保护型生物防治技术的物化技术,因其对靶标害虫的专一性,保护了田间自然敌和有益生物,其意义在我国还未得到真正的重视和应用,甚至成为形式。近些年,在一些二化螟高抗药性和大发生地区,性诱精准测报、灌水灭蛹和群集诱杀相结合的大面积推广在防控中发挥了重要的作用。存在问题:1)缺少与应用技术相关的深入研究。重大专项的设置存在缺陷,常以害虫为主线,以示范为主,缺少深入的技术开发和创新。2)产品农药登记管理不科学。建议参照美国环境保护局(EPA)和经济合作和发展组织(OECD)有关主成分登记方法,比较具有可行性和可操作性。3)加大宣传培训力度,促进技术推广应用。4)市场混乱,良莠不齐,缺少监督管理,建议健全市场监督管理机制。

参考文献

- [1] 王竹红,李鹏雷,葛均青,等.柑橘木虱寄生性天敌调查及一新种记述[J].中国生物防治学报,2019,35(4):504—516.
- [2] 任少鹏,谌江华,史骏,等.混合果园果蝇的发生情况及其寄生性天敌调查研究[J].湖南文理学院学报(自然科学版),2022,34(3):66—69.
- [3] 唐璞,王知知,吴琼,等.草地贪夜蛾的天敌资源及其生物防治中的应用[J].应用昆虫学报,2019,56(3):370—381.

- [4] 李志刚, 吕欣, 押玉柯, 等. 粤港两地田间发现夜蛾黑卵蜂与螟黄赤眼蜂寄生草地贪夜蛾[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(4): 760—765.
- [5] 覃江梅, 覃武, 陈红松, 等. 广西田间发现2种草地贪夜蛾幼虫寄生蜂[J]. 植物保护, 2021, 47(5): 292—296.
- [6] 陆大星, 姚俊丽, 刘作钧, 等. 重阳木锦斑蛾的一种新寄生性天敌[J]. 中国森林病虫, 2023, 42(3): 44—47.
- [7] 杨忠岐, 王小艺, 钟欣, 等. 寄生青海草原毛虫的金小蜂一新种(膜翅目:金小蜂科)[J]. 林业科学, 2020, 56(2): 99—105.
- [8] LI Zirao, HUANG Lan, ZHAO Wenxia, et al. A new species of the genus *Coccophagus* (Hymenoptera: Aphelinidae) associated with *Sphaerolecanium prunastri* (Hemiptera: Coccoidea) from the Tianshan Mountains, Xinjiang [J]. Entomotaxonomia, 2022, 44(3): 228—239.
- [9] 何佳春, 胡阳, 张明, 等. 中国南方稻区半翅目害虫寄生蜂物种多样性及群落结构分析[J]. 应用昆虫学报, 2022, 59(5): 1096—1108.
- [10] 姜海平, 何桂春, 蔡超, 等. 稻田不同防控模式下寄生蜂群落结构及多样性[J]. 中国植保导刊, 2022, 42(10): 67—69.
- [11] 黄孝龙, 吴珍平, 江婷, 等. 寄生蜂对水稻二化螟生态控害功能的研究与应用[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(1): 148—155.
- [12] 邵越, 钟宇巍, 李刚, 等. 大棚微生境下两种烟粉虱寄生蜂的竞争作用[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(2): 253—258.
- [13] 王卓, 刘林州, 臧连生, 等. 适度饥饿浅黄恩蚜小蜂对烟粉虱和温室白粉虱的寄生和取食选择[J]. 植物保护学报, 2018, 45(4): 745—750.
- [14] 潘明真, 张毅, 曹贺贺, 等. 我国主要农作物蚜虫生物防治的研究进展、应用与展望[J]. 植物保护学报, 2022, 49(1): 146—172.
- [15] PAN Mingzhen, WEI Yuanyuan, WANG Feiran, et al. Influence of plant species on biological control effectiveness of *Myzus persicae* by *Aphidius gifuensis* [J/OL]. Crop Protection, 2020, 135: 105223. DOI: 10.1016/j.cropro.2020.105223.
- [16] YAN Hongyu, GUO Honggang, SUN Yucheng, et al. Plant phenolics mediated bottom-up effects of elevated CO₂ on *Acyrtosiphon pisum* and its parasitoid *Aphidius avenae* [J]. Insect Science, 2020, 27(1): 170—184.
- [17] WANG Zhizhi, YE Xiqian, SHI Min, et al. Parasitic insect-derived miRNAs modulate host development [J/OL]. Nature Communications, 2018, 9(1): 2205. DOI: 10.1038/s41467-018-04504-1.
- [18] WU Xiaotong, WU Zhiwei, YE Xiqian, et al. The dual function of a bracovirus C-type lectin in caterpillar immune response manipulation [J/OL]. Frontiers in Immunology, 2022, 13: 877027. DOI: 10.3389/fimmu.2022.877027.
- [19] WANG Zehua, ZHOU Yuenan, YE Xiqian, et al. CLP gene family, a new gene family of *Cotesia vestalis* bracovirus inhibits melanization of *Plutella xylostella* hemolymph [J]. Insect Science, 2021, 28(6): 1567—1581.
- [20] YE Fuyu, ZHU Chaodong, YEFREMOVA Z Y, et al. Life history and biocontrol potential of the first female-producing parthenogenetic species of *Diglyphus* (Hymenoptera: Eulophidae) against agromyzid leafminers [J/OL]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 3222. DOI: 10.1038/s41598-018-20972-3.
- [21] 贺静, 叶福宇, 杜素洁, 等. 补充非寄主源食物显著提高万氏潜蝇姬小蜂孤雌产雌品系对美洲斑潜蝇的控害潜力[J]. 昆虫学报, 2022, 65(2): 218—227.
- [22] OUYANG Yiyi, ZHAO Yipei, HOPKINS R J, et al. Parasitism of two *Spodoptera* spp. by *Microplitis prodeniae* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 2018, 111(3): 1131—1136.
- [23] 吴晓霜, 牛黎明, 符悦冠, 等. 日本食蚜蚜小蜂对橡副珠蜡蚧的控制作用研究[J]. 应用昆虫学报, 2019, 56(2): 208—213.
- [24] 李贤, 朱俊洪, 叶政培, 等. 蓝色长盾金小蜂对橡副珠蜡蚧的控制作用[J]. 生态学报, 2022, 42(20): 8483—8491.
- [25] 刘吉敏, 黄其椿, 邓铁军, 等. 人工释放前裂长管茧蜂对橘小实蝇的田间控制作用[J]. 广东农业科学, 2021, 48(5): 118—123.
- [26] 曾宪儒, 覃江梅, 龙秀珍, 等. 我国主要瓜类实蝇的生物防治研究进展[J]. 应用昆虫学报, 2019, 56(3): 416—425.
- [27] 李磊, 韩冬银, 张方平, 等. 瓜实蝇2种蛹寄生蜂生防潜能比较[J]. 生物安全学报, 2020, 29(3): 191—194.
- [28] 杨丽元, 刘仁军, 赵筱菲, 等. 油松蛀干害虫及其寄生蜂在树干上的垂直分布[J]. 中国生物防治学报, 2021, 37(4): 701—708.
- [29] SUN Jiawei, HU Hongying, NKUNIKA P O Y, et al. Performance of two trichogrammatid species from Zambia on fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) [J/OL]. Insects, 2021, 12(10): 859. DOI: 10.3390/insects12100859.
- [30] GUO Xiaojun, DI Ning, CHEN Xu, et al. Performance of *Trichogramma pintoi* when parasitizing eggs of the oriental fruit moth *Grapholita molesta* [J]. Entomologia Generalis, 2019, 39(3/4): 239—249.
- [31] 田春雨, 侯洋旻, 臧连生, 等. 利用松毛虫赤眼蜂共寄生柞蚕卵繁育玉米螟赤眼蜂[J]. 植物保护学报, 2019, 46(2): 451—457.
- [32] LU Xin, HAN Shichou, LI Jun, et al. Effects of cold storage on the quality of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on artificial medium [J]. Pest Management Science, 2019, 75(5): 1328—1338.
- [33] WANG Yong, IQBAL A, MU Mingyue, et al. Effect of carbohydrate nutrition on egg load and population parameters of four *Trichogramma* species [J/OL]. Agronomy, 2022, 12(12): 3143. DOI: 10.3390/agronomy12123143.
- [34] 陈壮美, 赵琳超, 刘航, 等. 斯氏侧沟茧蜂对草地贪夜蛾幼虫的寄生行为及寄生效应[J]. 植物保护, 2019, 45(5): 71—74.
- [35] WANG Zehua, YE Xiqian, ZHOU Yuenan, et al. Bracoviruses recruit host integrases for their integration into caterpillar's

- genome [J/OL]. PLoS Genetics, 2021, 17(9): 1009751. DOI: 10.1371/journal.pgen.1009751.
- [36] GU Qijuan, ZHOU Shimin, ZHOU Yuenan, et al. A trypsin inhibitor-like protein secreted by *Cotesia vestalis* teratocytes inhibits hemolymph prophenoloxidase activation of *Plutella xylostella* [J]. Journal of Insect Physiology, 2019, 116: 41–48.
- [37] HUANG Jianhua, CHEN Jiani, FANG Gangqi, et al. Two novel venom proteins underlie divergent parasitic strategies between a generalist and a specialist parasite [J/OL]. Nature Communications, 2021, 12(1): 234. DOI: 10.1038/s41467-020-20332-8.
- [38] WANG Yanping, WU Xiaotong, WANG Zehua, et al. Symbiotic bracovirus of a parasite manipulates host lipid metabolism via tachykinin signaling [J/OL]. PLoS Pathogens, 2021, 17(3): e1009365. DOI: 10.1371/journal.ppat.1009365.
- [39] ZHOU Sicong, LU Yueqi, CHEN Jiani, et al. Parasite reliance on its host gut microbiota for nutrition and survival [J]. The ISME Journal, 2022, 16(11): 2574–2586.
- [40] YANG Lei, QIU Liming, FANG Qi, et al. A venom protein, Kazal-type serine protease inhibitor, of ectoparasitoid *Pachycrepoideus vindemiae* inhibits the hemolymph melanization of host *Drosophila melanogaster* [J/OL]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2020, 105(3): 21736. DOI: 10.1002/arch.21736.
- [41] WANG Jiale, JIN Hongxia, SCHLENKE T, et al. Lipidomics reveals how the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* manipulates host energy stores for its young [J/OL]. Biochimica et Biophysica Acta-Molecular and Cell Biology of Lipids, 2020, 1865(9): 158736. DOI: 10.1016/j.bbalip.2020.158736.
- [42] CHEN Jiani, FANG Gangqi, PANG Lan, et al. Neofunctionalization of an ancient domain allows parasites to avoid intraspecific competition by manipulating host behaviour [J/OL]. Nature Communications, 2021, 12(1): 5489. DOI: 10.1038/s41467-021-25727-9.
- [43] HUANG Yuhao, DU Xueyong, CHEN Peitao, et al. Is polilivory in the omnivorous ladybird beetle *Micraspis discolor* (Coleoptera: Coccinellidae) symbiosis-dependent? [J/OL]. Biological Control, 2022, 169: 104867. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2022.104867.
- [44] TANG Xuefei, HUANG Yuhao, LI Haosen, et al. Genomic insight into the scale specialization of the biological control agent *Novius pumilus* (Weise, 1892) [J/OL]. BMC Genomics, 2022, 23(1): 90. DOI: 10.1186/s12864-022-08299-w.
- [45] CHEN Mengyao, MEI Yang, CHEN Xu, 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(4): 1318–1332.
- [46] LI Haosen, TANG Xuefei, HUANG Yuhao, et al. Horizontally acquired antibacterial genes associated with adaptive radiation of ladybird beetles [J/OL]. BMC Biology, 2021, 19(1): 16. DOI: 10.1186/s12915-020-00945-7.
- [47] CHEN Meilan, HUANG Yuhao, QIU Boyuan, et al. Changes in life history traits and transcriptional regulation of Coccinellini ladybirds in using alternative prey [J/OL]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 44. DOI: 10.1186/s12864-020-6452-0.
- [48] LI Haosen, PAN Chang, DE CLERCQ P, et al. Variation in life history traits and transcriptome associated with adaptation to diet shifts in the ladybird *Cryptolaemus montrouzieri* [J/OL]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 281. DOI: 10.1186/s12864-016-2611-8.
- [49] LI Haosen, HECKEL G, HUANG Yuhao, et al. Genomic changes in the biological control agent *Cryptolaemus montrouzieri* associated with introduction [J]. Evolutionary Applications, 2019, 12(5): 989–1000.
- [50] XIAO Da, CHEN Xu, TIAN Renbin, et al. Molecular and potential regulatory mechanisms of melanin synthesis in *Harmonia axyridis* [J/OL]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(6): 2088. DOI: 10.3390/ijms21062088.
- [51] WU Mengmeng, CHEN Xu, XU Qingxuan, et al. Melanin synthesis pathway interruption: CRISPR/Cas9-mediated knockout of dopa decarboxylase (DDC) in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) [J/OL]. Journal of Insect Science, 2022, 22(5): 1. DOI: 10.1093/jisesa/ieac048.
- [52] XIAO Da, ZHAO Jing, GUO Xiaojun, et al. Sublethal effects of imidacloprid on the predatory seven-spot ladybird beetle *Coccinella septempunctata* [J]. Ecotoxicology, 2016, 25: 1782–1793.
- [53] DU Xueyong, YANG Huanying, GONG Senrui, et al. Aphidophagous ladybird beetles adapt to an aphid symbiont [J]. Functional Ecology, 2022, 36(10): 2593–2604.
- [54] CHEN Xu, XIAO Da, DU Xiaoyan, et al. Impact of polymorphism and abiotic conditions on prey consumption by *Harmonia axyridis* [J]. Entomologia Generalis, 2019, 39(3/4): 251–258.
- [55] JAWORSKI C C, XIAO Da, XU Qingxuan, et al. Varying the spatial arrangement of synthetic herbivore-induced plant volatiles and companion plants to improve conservation biological control [J]. Journal of Applied Ecology, 2019, 56(5): 1176–1188.
- [56] LIANG Yuyong, CHEN Xu, DAI Huijie, et al. Flower provision reduces intraguild predation between predators and increases aphid biocontrol in tomato [J]. Journal of Pest Science, 2022, 95(1): 461–472.
- [57] CHEN Lilin, YUAN Pei, GABOR P, et al. The impact of cover crops on the predatory mite *Anystis baccarum* (Acari, Anystidae) and the leafhopper pest *Empoasca onukii* (Hemiptera, Cicadellidae) in a tea plantation [J]. Pest Management Science, 2019, 75(12): 3371–3380.
- [58] LI Jinhang, WEI Peng, QIN Juan, et al. Molecular basis for

- the selectivity of the succinate dehydrogenase inhibitor cyflumetofen between pest and predatory mites [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71(8): 3658–3669.
- [59] DI Ning, ZHU Zhengyang, HARWOOD J D, et al. Fitness of *Frankliniella occidentalis* and *Bemisia tabaci* on three plant species pre-inoculated by *Orius sauteri* [J]. *Journal of Pest Science*, 2022, 95(4): 1531–1541.
- [60] LIN Qingcai, CHEN Hao, BABENDREIER D, et al. Improved control of *Frankliniella occidentalis* on greenhouse pepper through the integration of *Orius sauteri* and neonicotinoid insecticides [J]. *Journal of Pest Science*, 2021, 94(1): 101–109.
- [61] 李玉艳, 王孟卿, 张莹莹, 等. 丽草蛉幼虫对草地贪夜蛾卵及低龄幼虫的捕食能力评价[J]. *植物保护*, 2021, 47(5): 178–184.
- [62] 南俊科, 宋丽文, 左彤彤, 等. 丽草蛉和异色瓢虫对美国白蛾的捕食作用研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 2019, 50(2): 161–166.
- [63] 廖平, 苗少明, 许若男, 等. 新型螯螬若虫液体人工饲料效果评价[J]. *中国生物防治学报*, 2019, 35(1): 9–14.
- [64] 唐艺婷, 李玉艳, 刘晨曦, 等. 螯螬对草地贪夜蛾的捕食能力评价和捕食行为观察[J]. *植物保护*, 2019, 45(4): 65–68.
- [65] 唐艺婷, 王孟卿, 李玉艳, 等. 螯螬对斜纹夜蛾幼虫的捕食作用[J]. *中国烟草科学*, 2020, 41(1): 62–66.
- [66] 唐艺婷, 郭义, 潘明真, 等. 螯螬对小菜蛾幼虫的捕食作用[J]. *植物保护*, 2020, 46(4): 155–160.
- [67] ZANG Liansheng, WANG Su, ZHANG Fan, et al. Biological control with *Trichogramma* in China: history, present status, and perspectives [J]. *Annual Review of Entomology*, 2021, 66: 463–484.
- [68] LI Shu, JAWORSKI C C, HATT S, et al. Flower strips adjacent to greenhouses help reduce pest populations and insecticide applications inside organic commercial greenhouses [J]. *Journal of Pest Science*, 2021, 94(3): 679–689.
- [69] 李金玉, 尤民生, 尤士骏. 茶园生物多样性控害的研究进展[J]. *应用昆虫学报*, 2022, 59(4): 710–725.
- [70] JU Shouyong, CHEN Hanqiao, WANG Shaoying, et al. *C. elegans* monitor energy status via the AMPK pathway to trigger innate immune responses against bacterial pathogens [J/OL]. *Communications Biology*, 2022, 5(1): 643. DOI: 10.1038/s42003-022-03589-1.
- [71] CAO Beibei, NIE Yangfan, GUAN Zeyuan, et al. The crystal structure of Cry78Aa from *Bacillus thuringiensis* provides insights into its insecticidal activity [J/OL]. *Communications Biology*, 2022, 5(1): 801. DOI: 10.1038/s42003-022-03754-6.
- [72] SOE E T, NAING Z L, ZHANG Caihong, et al. Cry51Aa proteins are active against *Apolygus lucorum* and show a mechanism similar to pore formation model [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2023, 71(5): 2279–2289.
- [73] ZHANG Anxue, MOUHOUMED A Z, TONG Senmiao, et al. BrlA and AbaA govern virulence-required dimorphic switch, conidiation, and pathogenicity in a fungal insect pathogen [J/OL]. *mSystems*, 2019, 4(4): e00140–19. DOI: 10.1128/mSystems.00140–19.
- [74] QIU Lei, ZHANG Jing, SONG Jizheng, et al. Involvement of BbTpc1, an important $Zn(II)_2$ Cys₆ transcriptional regulator, in chitin biosynthesis, fungal development and virulence of an insect mycopathogen [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 166: 1162–1172.
- [75] LIN Yunlong, WANG Jing, YANG Kai, et al. Regulation of conidiation, polarity growth, and pathogenicity by MrSte12 transcription factor in entomopathogenic fungus, *Metarhizium rileyi* [J/OL]. *Fungal Genetics and Biology*, 2021, 155: 11. DOI: 10.1016/j.fgb.2021.103612.
- [76] XIN Caiyan, YANG Jie, MAO Yingyu, et al. GATA-type transcription factor MrNsdD regulates dimorphic transition, conidiation, virulence and microsclerotium formation in the entomopathogenic fungus *Metarhizium rileyi* [J]. *Microbial Biotechnology*, 2020, 13(5): 1489–1501.
- [77] XIN Caiyan, XING Xiaorui, WANG Fen, et al. MrMid2, encoding a cell wall stress sensor protein, is required for conidium production, stress tolerance, microsclerotium formation and virulence in the entomopathogenic fungus *Metarhizium rileyi* [J/OL]. *Fungal Genetics and Biology*, 2020, 134: 103278. DOI: 10.1016/j.fgb.2019.103278.
- [78] YANG Wenjing, WU Hao, WANG Zhangxun, et al. The APSES gene *MrStuA* regulates sporulation in *Metarhizium robertsii* [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1208. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01208.
- [79] TONG Yougui, WU Hao, LIU Zhenbang, et al. G-protein subunit $G\alpha_i$ in mitochondria, MrGPA1, affects conidiation, stress resistance, and virulence of entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 01251. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01251.
- [80] WANG Zhangxun, JIANG Yuanyuan, LI Yuandong, et al. *MrArk1*, an actin-regulating kinase gene, is required for endocytosis and involved in sustaining conidiation capacity and virulence in *Metarhizium robertsii* [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, 103(12): 4859–4868.
- [81] WANG Zhangxun, ZHU Hong, CHENG Yuran, et al. The polyubiquitin gene *MrUBI4* is required for conidiation, conidial germination, and stress tolerance in the filamentous fungus *Metarhizium robertsii* [J/OL]. *Genes*, 2019, 10(6): 412. DOI: 10.3390/genes10060412.
- [82] SONG Dongxu, SHI Youhui, JI Hengqing, et al. The *Ma-CreA* gene regulates normal conidiation and microcycle conidiation in *Metarhizium acridum* [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1946. DOI: 10.3389/fmicb.2019.01946.
- [83] SU Xueling, LIU Hong, XIA Yuxian, et al. Transcription factor Mavib-1 negatively regulates conidiation by affecting uti-

- lization of carbon and nitrogen source in *Metarhizium acridum* [J/OL]. Journal of Fungi, 2022, 8(6): 594. DOI: 10.3390/jof8060594.
- [84] ZHANG Maoge, WEI Qinglü, XIA Yuxian, et al. MaPacC, a pH-responsive transcription factor, negatively regulates thermotolerance and contributes to conidiation and virulence in *Metarhizium acridum* [J]. Current Genetics, 2020, 66: 397–408.
- [85] GUO Haoyu, WANG Hongjuan, KEYHANI N O, et al. Disruption of an adenylate-forming reductase required for conidiation, increases virulence of the insect pathogenic fungus *Metarhizium acridum* by enhancing cuticle invasion [J]. Pest Management Science, 2020, 76(2): 758–768.
- [86] ZOU Yuneng, LI Chan, WANG Shuqin, et al. MaCts1, an endochitinase, is involved in conidial germination, conidial yield, stress tolerances and microcycle conidiation in *Metarhizium acridum* [J/OL]. Biology, 2022, 11(12): 1730. DOI: 10.3390/biology11121730.
- [87] LI Chaochuang, XU Dingxiang, HU Meiwen, et al. MaNCP1, a C2H2 zinc finger protein, governs the conidiation pattern shift through regulating the reductive pathway for nitric oxide synthesis in the filamentous fungus *Metarhizium acridum* [J/OL]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(3): e0053822. DOI: 10.1128/spectrum.00538–22.
- [88] LI Chaochuang, ZHANG Qipei, XIA Yuxian, et al. MaNmrA, a negative transcription regulator in nitrogen catabolite repression pathway, contributes to nutrient utilization, stress resistance, and virulence in entomopathogenic fungus *Metarhizium acridum* [J/OL]. Biology, 2021, 10(11): 1167. DOI: 10.3390/biology11121730.
- [89] WEN Zhigong, XIA Yuxian, JIN Kai. MaSln1, a conserved histidine protein kinase, contributes to conidiation pattern shift independent of the MAPK pathway in *Metarhizium acridum* [J/OL]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(2): 0205121. DOI: 10.1128/spectrum.02051–21.
- [90] DU Yanru, XIA Yuxian, JIN Kai. Enhancing the biocontrol potential of the entomopathogenic fungus in multiple respects via the overexpression of a transcription factor gene *MaSom1* [J/OL]. Journal of Fungi, 2022, 8(2): 105. DOI: 10.3390/jof8020105.
- [91] CAI Qing, TIAN Li, XIE Jiatao, et al. Contributions of a histone deacetylase (*sirt2/hst2*) to *Beauveria bassiana* growth, development, and virulence [J/OL]. Journal of Fungi, 2022, 8(3): 236. DOI: 10.3390/jof8030236.
- [92] CHEN Jinfeng, TAN Junjie, WANG Junyao, et al. The zinc finger transcription factor BbCmr1 regulates conidium maturation in *Beauveria bassiana* [J/OL]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(1): e0206621. DOI: 10.1128/spectrum.02066–21.
- [93] WANG Jie, CHEN Jianwen, HU Yue, et al. Roles of six Hsp70 genes in virulence, cell wall integrity, antioxidant activity and multiple stress tolerance of *Beauveria bassiana* [J/OL]. Fungal Genetics and Biology, 2020, 144: 103437. DOI: 10.1016/j.fgb.2020.103437.
- [94] MOUHOUMED A Z, MOU Yani, TONG Senmiao, et al. Three proline rotamases involved in calcium homeostasis play differential roles in stress tolerance, virulence and calcineurin regulation of *Beauveria bassiana* [J/OL]. Cellular Microbiology, 2020, 22(10): e13239. DOI: 10.1111/cmi.13239.
- [95] QIU Lei, WEI Xiaoyu, WANG Shoujuan, et al. Characterization of trehalose-6-phosphate phosphatase in trehalose biosynthesis, asexual development, stress resistance and virulence of an insect mycopathogen [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2020, 163: 185–192.
- [96] GUAN Yi, WANG Donghuang, LIN Xiaofeng, et al. Unveiling a novel role of Cdc42 in pyruvate metabolism pathway to mediate insecticidal activity of *Beauveria bassiana* [J/OL]. Journal of Fungi, 2022, 8(4): 394. DOI: 10.3390/jof8040394.
- [97] SU Xueling, YAN Xi, CHEN Xing, et al. Calcofluor white hypersensitive proteins contribute to stress tolerance and pathogenicity in entomopathogenic fungus, *Metarhizium acridum* [J]. Pest Management Science, 2021, 77(4): 1915–1924.
- [98] LAI Yiling, CAO Xuan, CHEN Jingjing, et al. Coordinated regulation of infection-related morphogenesis by the KMT2-Cre1-Hyd4 regulatory pathway to facilitate fungal infection [J/OL]. Science Advances, 2020, 6(13): eaaz1659. DOI: 10.1126/sciadv.aaz1659.
- [99] ZHANG Junjie, JIANG Hui, DU Yanru, et al. Members of chitin synthase family in *Metarhizium acridum* differentially affect fungal growth, stress tolerances, cell wall integrity and virulence [J/OL]. PLoS Pathogens, 2019, 15(8): 1007964. DOI: 10.1371/journal.ppat.1007964.
- [100] WANG Wenxiu, WANG Yahong, DONG Guanping, et al. Development of *Cordyceps javanica* BE01 with enhanced virulence against *Hyphantria cunea* using polyethylene glycol-mediated protoplast transformation [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 972425. DOI: 10.3389/fmicb.2022.972425.
- [101] LEI Chengfeng, YANG Jian, WANG Jia, et al. Molecular and biological characterization of *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus field isolate and genotypes from China [J/OL]. Insects, 2020, 11(11): 777. DOI: 10.3390/insects11110777.
- [102] NIZ J M, SALVADOR R, FERRELLI M L, et al. Genetic variants in Argentinean isolates of *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus [J]. Virus Genes, 2020, 56(3): 401–405.
- [103] RESMIN C, SANTOS E R, SOSAGOMEZ D R, et al. Characterization and genomic analyses of a novel alphabaculovirus isolated from the black armyworm, *Spodoptera cosmioides* (Lepidoptera: Noctuidae) [J/OL]. Virus Research, 2022, 316: 198797. DOI: 10.1016/j.virusres.2022.198797.

- [104] WENNMANN J T, TEPA-YOTTO G T, JEHLE J A, et al. Genome sequence of a *Spodoptera frugiperda* multiple nucleopolyhedrovirus isolated from fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in Nigeria, west Africa [J/OL]. Microbiology Resource Announcements, 2021, 10(34): 0056521. DOI: 10.1128/MRA.00565-21.
- [105] WANG Xi, SHANG Yu, CHEN Cheng, et al. Baculovirus *Per Os* infectivity factor complex: components and assembly [J/OL]. Journal of Virology, 2019, 93(6): e02053-18. DOI: 10.1128/jvi.02053-18.
- [106] LI Zhiqiang, ZHANG Huanyu, LI Zhuorui, et al. Structural characterization of *Per Os* infectivity factor 5 (PIF5) reveals the essential role of intramolecular interactions in baculoviral oral infectivity [J/OL]. Journal of Virology, 2022, 96(14): e0080622. DOI: 10.1128/jvi.00806-22.
- [107] SU Xueling, LIU Hong, XIA Yuxian, et al. Transcriptomic analysis of interactions between *Hyphantria cunea* larvae and nucleopolyhedrovirus [J]. Pest Management Science, 2019, 75(4): 1024-1033.
- [108] HOU Dianhai, KUANG Wenhua, LUO Sijiani, et al. Baculovirus ODV-E66 degrades larval peritrophic membrane to facilitate baculovirus oral infection [J]. Virology, 2019, 537: 157-164.
- [109] ZHANG Xinxin, MEI Yang, LI Hong, et al. Larval-transcriptome dynamics of *Ectropis grisescens* reveals differences in virulence mechanism between two EcobNPV strains [J/OL]. Insects, 2022, 13(12): 1088. DOI: 10.3390/insects13121088.
- [110] HAN Guangjie, ZHANG Nan, JIANG Heng, et al. Diversity of short interspersed nuclear elements (SINEs) in lepidopteran insects and evidence of horizontal SINE transfer between baculovirus and lepidopteran hosts [J/OL]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 226. DOI: 10.1186/s12864-021-07543-z.
- [111] LUO Meng, LIN Juntao, ZHOU Xinhua, et al. Study on physical properties of four pH responsive *Spodoptera exigua* multiple nucleopolyhedrovirus (SeMNPV) microcapsules as controlled release carriers [J/OL]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 13. DOI: 10.1038/s41598-022-26317-5.
- [112] YAN Guangyao, WANG Hongmei, LÜ Jiajing, et al. Surface modification of nucleopolyhedrovirus with polydopamine to improve its properties [J]. Pest Management Science, 2022, 78(2): 456-466.
- [113] LEI Chengfeng, YANG Shili, LEI Wenxiao, et al. Displaying enhancing factors on the surface of occlusion bodies improves the insecticidal efficacy of a baculovirus [J]. Pest Management Science, 2020, 76(4): 1363-1370.
- [114] RAN Zihan, SHI Xiaojie, HAN Fangting, et al. Expressing microRNA *bantam* sponge drastically improves the insecticidal activity of baculovirus via increasing the level of ecdysteroid hormone in *Spodoptera exigua* larvae [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1824. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01824.
- [115] WEI Lili, LIANG Aihua, FU Yuejun. Expression of Ac-PK2 protein from AcMNPV improved the progeny virus production via regulation of energy metabolism and protein synthesis [J]. RSC Advances, 2018, 8(54): 31071-31080.
- [116] JIAO Rui, FU Yuejun. Recombinant AcMNPV-gp64-EGFP and synergist triphenyl phosphate, an effective combination against *Spodoptera frugiperda* [J]. Biotechnology Letters, 2022, 44(9): 1081-1096.
- [117] LIN Long, ZHOU Mimi, SHEN Danyu, et al. A non-flagellated biocontrol bacterium employs a PilZ-PilB complex to provoke twitching motility associated with its predation behavior [J/OL]. Phytopathology Research, 2020, 2(1): 11. DOI: 10.1186/s42483-020-00054-x.
- [118] XU Kangwen, SHEN Danyu, HAN Sen, et al. A non-flagellated, predatory soil bacterium reprograms a chemosensory system to control antifungal antibiotic production via cyclic di-GMP signalling [J]. Environmental Microbiology, 2021, 23: 878-892.
- [119] BIESSY A, FILION M. Biological control of potato common scab by plant-beneficial bacteria [J/OL]. Biological Control, 2022, 165: 104808. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104808.
- [120] WANG Zhenshuo, LI Jishun, LIU Jia, et al. Management of blue mold (*Penicillium italicum*) on mandarin fruit with a combination of the yeast, *Meyerozyma guilliermondii* and an alginate oligosaccharide [J/OL]. Biological Control, 2021, 152: 104451. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104451.
- [121] WU Qiong, NI Mi, LIU Weicheng, et al. Omics for understanding the mechanisms of *Streptomyces lydicus* A01 promoting the growth of tomato seedlings [J]. Plant and Soil, 2018, 431(1/2): 129-141.
- [122] YANG Mingming, REN Shuangshuang, SHEN Danyu, et al. An intrinsic mechanism for coordinated production of the contact-dependent and contact-independent weapon systems in a soil bacterium [J/OL]. PLoS Pathogens, 2020, 16(10): 1008967. DOI: 10.1371/journal.ppat.1008967.
- [123] BLAKE C, CHRISTENSEN M N, KOVÁCS A T. Molecular aspects of plant growth promotion and protection by *Bacillus subtilis* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2021, 34(1): 15-25.
- [124] FIRA D, DIMKIC I, BERIC T, et al. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species [J]. Journal of Biotechnology, 2018, 285: 44-55.
- [125] GAO Tantan, DING Mingzheng, WANG Qi. The *recA* gene is crucial to mediate colonization of *Bacillus cereus* 905 on wheat roots [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(21): 9251-9265.
- [126] HARWOOD C R, MOUILLON J M, POHL S, et al. Secondary metabolite production and the safety of industrially important members of the *Bacillus subtilis* group [J]. FEMS

- Microbiology Reviews, 2018, 42(6): 721–738.
- [127] YAN Li, HELOIR M C, ZHANG Xun, et al. Surfactin and fengycin contribute to the protection of a *Bacillus subtilis* strain against grape downy mildew by both direct effect and defence stimulation [J]. Molecular Plant Pathology, 2019, 20(8): 1037–1050.
- [128] STEINKE K, MOHITE O S, WEBER T, et al. Phylogenetic distribution of secondary metabolites in the *Bacillus subtilis* species complex [J/OL]. mSystems, 2021, 6(2): e00057–21. DOI: 10.1128/mSystems.00057-21.
- [129] WU Gengwei, LIU Yunpeng, XU Yu, et al. Exploring elicitors of the beneficial rhizobacterium *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to induce plant systemic resistance and their interactions with plant signaling pathways [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2018, 31(5): 560–567.
- [130] XIONG Qin, LIU Di, ZHANG Huihui, et al. Quorum sensing signal autoinducer-2 promotes root colonization of *Bacillus velezensis* SQR9 by affecting biofilm formation and motility [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104: 7177–7185.
- [131] BRUIJNS B, TIGGELAAR R, GARDENIERS H. Massively parallel sequencing techniques for forensics: A review [J]. Electrophoresis, 2018, 39(21): 2642–2654.
- [132] FAN Ben, WANG Cong, SONG Xiaofeng, et al. *Bacillus velezensis* FZB42 in 2018: the Gram-positive model strain for plant growth promotion and biocontrol [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2491. DOI: 10.3389/fmicb.2018.02491.
- [133] XU Zhihui, LIU Yunpeng, ZHANG Nan, et al. Chemical communication in plant-microbe beneficial interactions: a toolbox for precise management of beneficial microbes [J/OL]. Current Opinion in Microbiology, 2023, 72: 102269. DOI: 10.1016/j.mib.2023.102269.
- [134] FENG Haichao, LÜ Yu, KRELL T, et al. Signal binding at both modules of its dCache domain enables the McpA chemoreceptor of *Bacillus velezensis* to sense different ligands [J/OL]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(29): e2201747119. DOI: 10.1073/pnas.2201747119.
- [135] FENG Haichao, ZHANG Nan, DU Wenbin, et al. Identification of chemotaxis compounds in root exudates and their sensing chemoreceptors in plant-growth-promoting rhizobacteria *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2018, 31(10): 995–1005.
- [136] FENG Haichao, ZHANG Nan, FU Ruixin, et al. Recognition of dominant attractants by key chemoreceptors mediates recruitment of plant growth-promoting rhizobacteria [J]. Environmental Microbiology, 2019, 21(1): 402–415.
- [137] LIU Yunpeng, FENG Haichao, CHEN Lin, et al. Root-secreted spermine binds to *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 histidine kinase kind and modulates biofilm formation [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2020, 33(3): 423–432.
- [138] LIU Yunpeng, FENG Haichao, FU Ruixin, et al. Induced root-secreted D-galactose functions as a chemoattractant and enhances the biofilm formation of *Bacillus velezensis* SQR9 in an McpA-dependent manner [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(2): 785–797.
- [139] TIAN Tao, SUN Bingbing, SHI Haowen, et al. Sucrose triggers a novel signaling cascade promoting *Bacillus subtilis* rhizosphere colonization [J]. The ISME Journal, 2021, 15(9): 2723–2737.
- [140] GU Shaohua, WEI Zhong, SHAO Zhengying, et al. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes [J]. Nature Microbiology, 2020, 5(8): 1002–1010.
- [141] GU Shaohua, YANG Tianjie, SHAO Zhengying, et al. Siderophore-mediated interactions determine the disease suppressiveness of microbial consortia [J/OL]. mSystems, 2020, 5(3): e00811–19. DOI: 10.1128/mSystems.00811-19.
- [142] 向文胜, 张继, 王相晶, 等. 一种以谷维菌素为有效成分的植物生长调节剂: CN201910189087.4 [P]. 2022–02–25.
- [143] BOAMAH S, ZHANG Shuwu, XU Bingliang, et al. *Trichoderma longibrachiatum* (TG1) enhances wheat seedlings tolerance to salt stress and resistance to *Fusarium pseudograminearum* [J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 741231. DOI: 10.3389/fpls.2021.741231.
- [144] LIU Hongli, HAO Dazhi, LI Yaqian, et al. Approaches for the establishment of optimized co-culture system of multiple *Trichoderma* strains for culture metabolites highly effective in cucumber growth promotion [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1020077. DOI: 10.3389/fmicb.2022.1020077.
- [145] SHEN Yanxiang, ZHANG Yiwen, ZHANG Hui, et al. Integrated transcriptome and untargeted metabolomic analyses revealed the role of methyltransferase Lae1 in the regulation of phospholipid metabolism in *Trichoderma atroviride* [J/OL]. Journal of Fungi, 2023, 9(1): 120. DOI: 10.3390/jof9010120.
- [146] ZHANG Yi, ZHUANG Wenying. *Trichoderma brevicrassum* strain TC967 with capacities of diminishing cucumber disease caused by *Rhizoctonia solani* and promoting plant growth [J/OL]. Biological Control, 2020, 142: 104151. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104151.
- [147] ZHOU Yi, WANG Yilian, CHEN Kai, et al. Near-complete genomes of two *Trichoderma* species: A resource for biological control of plant pathogens [J]. Molecular Plant-Microbe Interaction, 2020, 33(8): 1036–1039.
- [148] KARUPPIAH V, LU Zhixiang, WANG Xinhua, et al. *Trichoderma asperellum* GDFS1009-mediated maize resistance against *Fusarium graminearum* stalk rot and mycotoxin degradation [J/OL]. Biological Control, 2022, 174: 105026. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2022.105026.

- [149] WU Xiaoqing, LÜ Yuping, REN He, et al. Degradation of oxalic acid by *Trichoderma afroharzianum* and its correlation with cell wall degrading enzymes in antagonizing *Botrytis cinerea* [J]. Journal of Applied Microbiology, 2022, 133(5): 2680—2693.
- [150] ZHANG Yi, ZHUANG Wenying. MAPK cascades mediating biocontrol activity of *Trichoderma brevicrassum* strain TC967 [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(8): 2762—2775.
- [151] FU Jian, XIAO Yao, WANG Yufeng, et al. *Trichoderma asperellum* alters fungal community composition in saline-alkaline soil maize rhizospheres [J]. Soil Science Society of America Journal, 2021, 85(4): 1091—1104.
- [152] HE Ante, SUN Jianan, WANG Xinhua, et al. Reprogrammed endophytic microbial community in maize stalk induced by *Trichoderma asperellum* biocontrol agent against Fusarium diseases and mycotoxin accumulation [J]. Fungal Biology, 2019, 123(6): 448—455.
- [153] JI Shida, AN Yibo, ZHANG Huifang, et al. *Trichoderma* biofertilizer (mixTroTha) mediates *Malus sieversii* resistance to *Alternaria alternata* [J/OL]. Biological Control, 2021, 156: 104539. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104539.
- [154] SUI Lina, LI Junhui, PHILIP J, et al. *Trichoderma atroviride* seed dressing influenced the fungal community and pathogenic fungi in the wheat rhizosphere [J/OL]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 9677. DOI: 10.1038/s41598-022-13669-1.
- [155] YAN Yaru, MAO Qi, WANG Yaqi, et al. *Trichoderma harzianum* induces resistance to root-knot nematodes by increasing secondary metabolite synthesis and defense-related enzyme activity in *Solanum lycopersicum* L. [J/OL]. Biological Control, 2021, 158: 104609. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104609.
- [156] KARUPPIAH V, LI Yaqian, SUN Jianan, et al. Vell regulates the growth of *Trichoderma atroviride* during co-cultivation with *Bacillus amyloliquefaciens* and is essential for wheat root rot control [J/OL]. Biological Control, 2020, 151(1): 104374. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104374.
- [157] LIU Hongyi, LI Tingting, LI Yaqian, et al. Effects of *Trichoderma atroviride* SG3403 and *Bacillus subtilis* 22 on the biocontrol of wheat head blight [J/OL]. Journal of Fungi, 2022, 8(12): 1250. DOI: 10.3390/jof8121250.
- [158] BATOOL R, MUHAMMAD U J, WANG Yangzhou, et al. Synergistic effect of *Beauveria bassiana* and *Trichoderma asperellum* to induce maize (*Zea mays* L.) defense against the asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera, Crambidae) and larval immune response [J/OL]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(21): 8215. DOI: 10.3390/ijms21218215.
- [159] BAMISILE B, STEVE D, KANTA C, et al. Endophytic *Beauveria bassiana* in foliar-treated citrus limon plants acting as a growth suppressor to three successive generations of *Dia-phorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) [J/OL]. Insects, 2019, 10(6): 176. DOI: 10.3390/insects10060176.
- [160] HAO Qiuyan, AIBAGHDADY D M D, XIAO Yannong, et al. Endophytic *Metarhizium anisopliae* is a potential biocontrol agent against wheat Fusarium head blight caused by *Fusarium graminearum* [J]. Journal of Plant Pathology, 2021, 103(3): 875—885.
- [161] LIU Yinmei, YANG Youkun, WANG Bin. Entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* play roles of maize (*Zea mays*) growth promoter [J/OL]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 10. DOI: 10.1038/s41598-022-19899-7.
- [162] SARVEN M S, HAO Qiuyan, DENG Junbo, et al. Biological control of tomato gray mold caused by *Botrytis cinerea* with the entomopathogenic fungus *Metarhizium Anisopliae* [J/OL]. Pathogens, 2020, 9(3): 213. DOI: 10.3390/pathogens9030213.
- [163] YIN Haiyue, YANG Xueqiong, WANG Daili, et al. Antifeedant and antiphytopathogenic metabolites from co-culture of endophyte *Irpex lacteus*, phytopathogen *Nigrospora oryzae*, and entomopathogen *Beauveria bassiana* [J/OL]. Fitoterapia, 2021, 48: 104781. DOI: 10.1016/j.fitote.2020.104781.
- [164] TIAN Binnian, XIE Jiatao, FU Yanping, et al. A cosmopolitan fungal pathogen of dicots adopts an endophytic lifestyle on cereal crops and protects them from major fungal diseases [J]. The ISME Journal, 2020, 14(12): 3120—3135.
- [165] ZHANG Hongxiang, XIE Jiatao, FU Yanping, et al. A 2-kb mycovirus converts a pathogenic fungus into a beneficial endophyte for Brassica protection and yield enhancement [J]. Molecular Plant, 2020, 13(10): 1420—1433.
- [166] LIU Hong, WANG Hui, LIAO Xiaolan, et al. Mycoviral gene integration converts a plant pathogenic fungus into a biocontrol agent [J/OL]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(50): e2214096119. DOI: 10.1073/pnas.2214096119.
- [167] ZHAO Ying, ZHANG Yuanyan, WANG Xinru, et al. A novel ourmia-like mycovirus confers hypovirulence-associated traits on *Fusarium oxysporum* [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 569869. DOI: 10.3389/fmicb.2020.569869.
- [168] ZHOU Lingling, LI Xuepei, KOTTA-LOIZOU I, et al. A mycovirus modulates the endophytic and pathogenic traits of a plant associated fungus [J]. The ISME Journal, 2021, 15(7): 1893—1906.
- [169] DONG Kaili, XU Chuan, KOTTA-LOIZOU I, et al. Novel viroid-like RNAs naturally infect a filamentous fungus [J/OL]. Advanced Science, 2023, 10(3): 2204308. DOI: 10.1002/adv.202204308.
- [170] WANG Qiuying, CHEN Xiuling, CHAI Xinfeng, et al. The

- involvement of jasmonic acid, ethylene, and salicylic acid in the signaling pathway of *Clonostachys rosea*-induced resistance to gray mold disease in tomato [J]. *Phytopathology*, 2019, 109(7): 1102–1114.
- [171] JIANG Na, LÜ Binna, WU Haixia, et al. Tandem mass tag labelling quantitative acetylome analysis of differentially modified proteins during mycoparasitism of *Clonostachys chloroleuca* 67-1 [J/OL]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 22383. DOI: 10.1038/s41598-021-01956-2.
- [172] LÜ Binna, FAN Lele, LI Shidong, et al. Screening and characterisation of proteins interacting with the mitogen-activated protein kinase Crmapk in the fungus *Clonostachys chloroleuca* [J/OL]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 9997. DOI: 10.1038/s41598-022-13899-3.
- [173] MENG Fanyue, LÜ Rui, CHENG Mozhen, et al. Insights into the molecular basis of biocontrol of *Botrytis cinerea* by *Clonostachys rosea* in tomato [J/OL]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 291: 110547. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110547.
- [174] SUN Zhanbin, WANG Qi, SUN Manhong, et al. The heat shock protein 70 gene is involved for colony morphology, sporulation and mycoparasitism of *Clonostachys rosea* [J/OL]. *FEMS Microbiology Letters*, 2019, 366(15): fnz188. DOI: 10.1093/femsle/fnz188.
- [175] SUN Zhanbin, WANG Qi, SUN Manhong, et al. The mitogen-activated protein kinase gene *crmapk* is involved in *Clonostachys chloroleuca* mycoparasitism [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2020, 33(7): 902–910.
- [176] SONG Jiehui, LEI Tengyu, HAO Xiaojuan, et al. Synergistic effects of *Clonostachys rosea* isolates and succinate dehydrogenase inhibitors fungicides against gray mold on tomato [J/OL]. *Microorganisms*, 2023, 11(1): 20. DOI: 10.3390/microorganisms11010020.
- [177] YANG Xiu, SUN Shoumin, CHEN Qiqi, et al. A polysaccharide of ganoderma lucidum enhances antifungal activity of chemical fungicides against soil-borne diseases of wheat and maize by induced resistance [J/OL]. *Agriculture*, 2022, 12(1): 55. DOI: 10.3390/agriculture12010055.
- [178] XU Yuping, WANG Yongchun, ZHAO Huizhang, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the bZIP transcription factors in the mycoparasite *Coniothyrium minitans* [J/OL]. *Microorganisms*, 2020, 8(7): 1045. DOI: 10.3390/microorganisms8071045.
- [179] YANG Xiaoxiang, ZHAO Huizhang, LUO Chenwei, et al. CmAim24 is essential for mitochondrial morphology, conidiogenesis, and mycoparasitism in *Coniothyrium minitans* [J/OL]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(5): 02291–19. DOI: 10.1128/AEM.02291-19.
- [180] ZHAO Huizhang, ZHOU Ting, XIE Jiatao, et al. Mycoparasitism illuminated by genome and transcriptome sequencing of *Coniothyrium minitans*, an important biocontrol fungus of the plant pathogen *Sclerotinia sclerotiorum* [J/OL]. *Microbial Genomics*, 2020, 6(3): 000345. DOI: 10.1099/mgen.0.000345.
- [181] CHENG Yang, ZHANG Huanxin, ZHU Wenyi, et al. Ferrioptosis induced by the biocontrol agent *Pythium oligandrum* enhances soybean resistance to *Phytophthora sojae* [J]. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(12): 6267–6278.
- [182] ZHU Ying, SHAN Xiaoliang, ZHOU Jianping, et al. Complete genome sequence of *Pythium oligandrum*, isolated from rhizosphere soils of Chinese *Angelica sinensis* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 2022, 35(12): 1127–1130.
- [183] YANG Kun, CHEN Chao, WANG Yi, et al. Nep1-like proteins from the biocontrol agent *Pythium oligandrum* enhance plant disease resistance independent of cell death and reactive oxygen species [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 830636. DOI: 10.3389/fpls.2022.830636.
- [184] LIANG Dong, ANDERSEN C B, VETUKURI R R, et al. Horizontal gene transfer and tandem duplication shape the unique CAZyme complement of the mycoparasitic oomycetes *Pythium oligandrum* and *Pythium periplocum* [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 581698. DOI: 10.3389/fmicb.2020.581698.
- [185] LIU Rui, BAO Zhengxue, LI Guohong, et al. Identification of nematicidal metabolites from *Purpureocillium lavenderum* [J]. *Microorganisms*, 2022, 10(7): 1343. DOI: 10.3390/microorganisms10071343.
- [186] ZHOU Duanyong, XU Jianping, DONG Jianyong, et al. Historical differentiation and recent hybridization in natural populations of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* in China [J/OL]. *Microorganisms*, 2019, 9(9): 1919. DOI: 10.3390/microorganisms9091919.
- [187] CHEN Mi, YANG Heyu, CAO Yanru, et al. Functional characterization of core regulatory genes involved in sporulation of the nematophagous fungus *Purpureocillium lavenderum* [J/OL]. *mSphere*, 2020, 5(5): e00932–20. DOI: 10.1128/mSphere.00932-20.
- [188] CHEN Yonghong, ZHANG Longlong, WANG Lijun, et al. Acetylation of sesquiterpenyl epoxy-cyclohexenoids regulates fungal growth, stress resistance, endocytosis, and pathogenicity of nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* via metabolism and transcription [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70(20): 6145–6155.
- [189] LIU Qianqian, LI Dongni, JIANG Kexin, et al. AoPEX1 and AoPEX6 are required for mycelial growth, conidiation, stress response, fatty acid utilization, and trap formation in *Arthrobotrys oligospora* [J/OL]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(2): 0025722. DOI: 10.1128/spectrum.00275-22.
- [190] LIU Rui, ALI KHAN R A, YUE Qun, et al. Discovery of a new antifungal lipopeptaibol from *Purpureocillium lilacinum* using MALDI-TOF-IMS [J]. *Biochemical and Biophysical*

- Research Communications, 2020, 527(3): 689—695.
- [191] PENG H, ZHANG G H, LU H Q, et al. A putative adhesin-encoding gene *AOL_000007g5* is involved in the mycelial growth and development of nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. Applied Biochemistry and Microbiology, 2022, 58(5): 627—634.
- [192] XU Wenfeng, YANG Jialin, MENG Xiangkun, et al. Understanding the transcriptional changes during infection of *Meloidogyne incognita* eggs by the egg-parasitic fungus *Purpureocillium lilacinum* [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 617710. DOI: 10.3389/fmicb.2021.617710.
- [193] YANG Le, LI Xuemei, BAI Na, et al. Transcriptomic analysis reveals that Rho GTPases regulate trap development and lifestyle transition of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J/OL]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(1): 0175921. DOI: 10.1128/spectrum.01759-21.
- [194] ZHEN Zhengyi, ZHANG Guosheng, YANG Le, et al. Characterization and functional analysis of calcium/calmodulin-dependent protein kinases (CaMKs) in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(2): 819—832.
- [195] ZHOU Duanxu, ZHU Yingmei, BAI Na, et al. Aolatg1 and Aolatg13 regulate autophagy and play different roles in conidiation, trap formation, and pathogenicity in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J/OL]. Frontiers in Cellular and Infection Microbiology, 2022, 11: 824407. DOI: 10.3389/fcimb.2021.824407.
- [196] WANG Baile, CHEN Yonghong, HE Jianing, et al. Integrated metabolomics and morphogenesis reveal volatile signaling of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J/OL]. Applied and Environmental Microbiology, 2018, 84(9): e02749—17. DOI: 10.1128/AEM.02749-17.
- [197] XIE Meihua, MA Ni, BAI Na, et al. PKC-SWI6 signaling regulates asexual development, cell wall integrity, stress response, and lifestyle transition in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. Science China-Life Sciences, 2022, 65(12): 2455—2471.
- [198] JIN Qunying, PENG Huazheng, ZHU Tangjun, et al. Isolation and functional characteristics of the fungus *Hypoxylon* spp. Sj18 with biocontrol potential [J]. Fungal Biology, 2022, 126(2): 174—184.
- [199] WANG Haihua, WANG Yunbo, YIN Can, et al. *In vivo* infection of *Bursaphelenchus xylophilus* by the fungus *Esteya vermicola* [J]. Pest Management Science, 2020, 76(8): 2854—2864.
- [200] WEN Xiaojian, WU Jianjun, LI Yongxian, et al. Microbial diversity analysis of *Pinus massoniana* before and after infected by pine wood nematode [J]. Forest Research, 2022, 35(1): 48—58.
- [201] HAO Xin, CHEN Jie, LI Yongxia, et al. Molecular defense response of *Bursaphelenchus xylophilus* to the nematophagous fungus *Arthrobotrys robusta* [J/OL]. Cells, 2023, 12(4): 543. DOI: 10.3390/cells12040543.
- [202] SHI Yu, YANG Qiya, ZHANG Qidi, et al. The preharvest application of *Aureobasidium pullulans* S2 remodeled the microbiome of tomato surface and reduced postharvest disease incidence of tomato fruit [J/OL]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 194: 112101. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2022.112101.
- [203] ZHANG Xiaoyun, ZHOU Hongyao, YAO Yuqi, et al. Metabolomic profiling and energy metabolism modulation unveil the mechanisms involved in enhanced disease resistance of postharvest broccoli by *Meyerozyma guilliermondii* [J/OL]. Scientia Horticulturae, 2022, 303: 111239. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.111239.
- [204] ZHANG Xiaoyun, ZHOU Hongyao, HAN Zhiying, et al. *Pichia caribbica* combined with oligochitosan controlling black spot of tomatoes and the regulation on ROS metabolism of the fruits [J/OL]. Biological Control, 2022, 176: 105109. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2022.105109.
- [205] ZHAO Lina, SHU Yuling, XIAO Jinwei, et al. Transcriptome analysis reveals mechanisms involved in the enhanced antagonistic efficacy of *Sporidiobolus pararoseus* Y16 treated by γ -aminobutyric acid [J/OL]. Biological Control, 2022, 176: 105089. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2022.105089.
- [206] CHENG Chunzhen, LIU Fan, WANG Bin, et al. Influences of *Serendipita indica* and *Dictyophora echinovolva* on the growth and Fusarium wilt disease resistance of banana [J/OL]. Biology, 2022, 11(3): 393. DOI: 10.3390/biology11030393.
- [207] ZHU Zhiyan, WU Guiyun, DENG Rufang, et al. Spatiotemporal biocontrol and rhizosphere microbiome analysis of Fusarium wilt of banana [J/OL]. Communications Biology, 2023, 6(1): 27. DOI: 10.1038/s42003-023-04417-w.
- [208] WU Huan, WANG Bin, HAO Xiangyang, et al. *Piri formospora indica* promotes the growth and enhances the root rot disease resistance of gerbera [J/OL]. Scientia Horticulturae, 2022, 297: 110946. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.110946.
- [209] AQLEEM A, FU Yanping, QU Zheng, et al. Isolation and evaluation of the biocontrol potential of *Talaromyces* spp. against rice sheath blight guided by soil microbiome [J]. Environmental microbiology, 2021, 23(10): 5946—5961.
- [210] WANG Bo, GUO Li, YE Kai, et al. Chromosome-scale genome assembly of *Talaromyces rugulosus* W13939, a mycoparasitic fungus and promising biocontrol agent [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2020, 33(12): 1446—1450.
- [211] TIAN Yehan, FU Xuesong, YAN Xuecheng, et al. The control efficacy and mechanism of *Talaromyces purpurogenus* on Fusarium wilt of bitter melon [J/OL]. Biological Control, 2022, 165: 104804. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2022.104804.

- [212] LUO Man, CHEN Yiman, HE Jianlin, et al. Identification of a new *Talaromyces* strain DYM25 isolated from the Yap Trench as a biocontrol agent against Fusarium wilt of cucumber [J/OL]. Microbiological Research, 2021, 251: 128641. DOI: 10.1016/j.micres.2021.
- [213] LI Wenting, LUO Tao, LI Juncheng, et al. Antifungal activity and biocontrol potential of *Simplicillium lamellicola* JC-1 against multiple fungal pathogens of oilseed rape [J/OL]. Journal of Fungi, 2023, 9(1): 57. DOI: 10.3390/jof9010057.
- [214] WANG Ning, FAN Xin, ZHANG Shan, et al. Identification of a hyperparasitic *Simplicillium obclavatum* strain affecting the infection dynamics of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* on wheat [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 1277. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01277.
- [215] WANG Bo, YU Houlin, JIA Yanyan, et al. Chromosome-scale genome assembly of *Fusarium oxysporum* strain Fo47, a fungal endophyte and biocontrol agent [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2020, 33(9): 1108—1111.
- [216] 周沁莹, 朱曼, 黄辉, 等. 植物寄生线虫的化学感受系统研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2019, 49(7): 828—838.
- [217] EILENBERG J, HAJEK A, LOMER C. Suggestions for unifying the terminology in biological control [J]. Biocontrol, 2001, 46(4): 387—400.
- [218] LI Guohong, ZHANG Keqin. Natural nematocidal metabolites and advances in their biocontrol capacity on plant parasitic nematodes [J]. Natural Product Reports, 2023, 40(3): 646—675.
- [219] FENG Youling, YU Zhen, ZHANG Shaoyong, et al. Isolation and characterization of new 16-membered macrolides from the *avea3* gene replacement mutant strain *Streptomyces avermitilis* TM24 with acaricidal and nematocidal activities [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(17): 4782—4792.
- [220] WANG Jidong, QI Huan, ZHANG Ji, et al. Two new 13-hydroxylated milbemycin metabolites from the genetically engineered strain *Streptomyces avermitilis* AVE-H39 [J]. Journal of Asian Natural Products Research, 2021, 23(9): 837—843.
- [221] ZHANG Jing, WU Haibin, E Ye, et al. A new sesquiterpene with nematocidal activity from *Artemisia dubia* [J]. Chemistry of Natural Compounds, 2019, 55(6): 1073—1075.
- [222] WANG Qi, MEI Wenli, DAI Haofu, et al. Sesquiterpene glycoside diversities with anti-nematodal activities from *Pulicaria insignis* [J]. Phytochemistry Letters, 2020, 38: 161—165.
- [223] ZHOU Yuanming, JU Guanglin, XIAO Lin, et al. Cyclodepsipeptides and sesquiterpenes from marine-derived fungus *Trichothecium roseum* and their biological functions [J/OL]. Marine Drugs, 2018, 16(12): 519. DOI: 10.3390/md16120519.
- [224] DU Fengyu, JU Guanglin, XIAO Lin, et al. Sesquiterpenes and cyclodepsipeptides from marine-derived fungus *Trichoderma longibrachiatum* and their antagonistic activities against soil-borne pathogens [J/OL]. Marine Drugs, 2020, 18(3): 165. DOI: 10.3390/md18030165.
- [225] SUN Xiaowen, ZHANG Run, DING Meijuan, et al. Biocontrol of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by a nematocidal bacterium *Pseudomonas simiae* MB751 with cyclic dipeptide [J]. Pest Management Science, 2021, 77(10): 4365—4374.
- [226] BI Yuhui, GAO Chunzhi, YU Zhiguo. Rhabdopeptides from *Xenorhabdus budapestensis* sn84 and their nematocidal activities against *Meloidogyne incognita* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(15): 3833—3839.
- [227] ZHAO Simeng, KUANG Bin, ZENG Guangzhi, et al. Nematocidalquinone derivatives from three *Rubia* plants [J]. Tetrahedron, 2018, 74: 2115—2120.
- [228] HE Qiong, WANG Dongya, LI Bingxue, et al. Nematocidal evaluation and active compounds isolation of *Aspergillus japonicus* ZW1 against root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* [J/OL]. Agronomy, 2020, 10(9): 1222. DOI: 10.3390/agronomy10091222.
- [229] CHEN Yonghong, LIU Xiao, DAI Rong, et al. Novel polyketide-terpenoid hybrid metabolites and increased fungal nematocidal ability by disruption of genes 277 and 279 in nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(30): 7870—7879.
- [230] HE Zhiqiang, TAN Jianlin, LI Nan, et al. Sesquiterpenyl epoxy-cyclohexenoids and their signaling functions in nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(47): 13061—13072.
- [231] HE Zhiqiang, WANG Lijun, WANG Yujing, et al. Polyketide synthase-terpenoid synthase hybrid pathway regulation of trap formation through ammonia metabolism controls soil colonization of predominant nematode-trapping fungus [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(15): 4464—4479.
- [232] TENG Linlin, SONG Tianyang, CHEN Yonghong, et al. Novel polyketide-terpenoid hybrid metabolites from a potent nematocidal *Arthrobotrys oligospora* mutant *Delta AOL*—s00215g278 [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(41): 11449—11458.
- [233] LI Shanshan, LI Zilong, PANG Shen, et al. Coordinating precursor supply for pharmaceutical polyketide production in *Streptomyces* [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2021, 69: 26—34.
- [234] HAO Yi, YOU Yanting, CHEN Zhi, et al. Avermectin B1a production in *Streptomyces avermitilis* is enhanced by engineering *aveC* and precursor supply genes [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2022, 106(5/6): 2191—2205.
- [235] WANG Weishan, LI Shanshan, LI Zilong, et al. Harnessing

- the intracellular triacylglycerols for titer improvement of polyketides in *Streptomyces* [J]. *Nature Biotechnology*, 2020, 38: 76–83.
- [236] GUO Jia, ZHANG Xuan, LU Xiaorui, et al. SAV4189, a MarR-Family regulator in *Streptomyces avermitilis*, activates avermectin biosynthesis [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1358. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01358.
- [237] WANG Qian, LU Xiaorui, YANG Haixin, et al. Redox-sensitive transcriptional regulator SoxR directly controls antibiotic production, development and thiol-oxidative stress response in *Streptomyces avermitilis* [J]. *Microbial Biotechnology*, 2022, 15(2): 561–576.
- [238] LYU Mengya, CHENG Yaqing, DAI Yujie, et al. Zinc-responsive regulator Zur regulates zinc homeostasis, secondary metabolism, and morphological differentiation in *Streptomyces avermitilis* [J/OL]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2022, 88(7): e0027822. DOI: 10.1128/aem.00278-22.
- [239] SUN Meng, LYU Mengya, WEN Ying, et al. Organic peroxide-sensing repressor OhrR regulates organic hydroperoxide stress resistance and avermectin production in *Streptomyces avermitilis* [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 01398. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01398.
- [240] LU Xiaorui, WANG Qian, YANG Mengyao, et al. Heat shock repressor HspR directly controls avermectin production, morphological development, and H₂O₂ stress response in *Streptomyces avermitilis* [J/OL]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(17): e0047321. DOI: 10.1128/AEM.00473-21.
- [241] ZHU Meichen, LI Xuemei, ZHAO Na, et al. Regulatory mechanism of trap formation in the nematode-trapping fungi [J/OL]. *Journal of Fungi*, 2022, 8(4): 406. DOI: 10.3390/jof8040406.
- [242] MA Ni, ZHAO Yining, WANG Yunchuan, et al. Functional analysis of seven regulators of G protein signaling (RGSs) in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. *Virulence*, 2021, 12(1): 1825–1840.
- [243] BAI Na, ZHANG Guosheng, WANG Wenjie, et al. Ric8 acts as a regulator of G-protein signalling required for nematode-trapping lifecycle of *Arthrobotrys oligospora* [J]. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(4): 1714–1730.
- [244] ZHU Meichen, ZHAO Na, LIU Yankun, et al. The cAMP-PKA signalling pathway regulates hyphal growth, conidiation, trap morphogenesis, stress tolerance, and autophagy in *Arthrobotrys oligospora* [J]. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(12): 6524–6538.
- [245] ZHEN Zhengyi, XING Xinjing, XIE Meihua, et al. MAP kinase Slt2 orthologs play similar roles in conidiation, trap formation, and pathogenicity in two nematode-trapping fungi [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2018, 116: 42–50.
- [246] YANG Xuwei, MA Ni, YANG Le, et al. Two Rab GTPases play different roles in conidiation, trap formation, stress resistance, and virulence in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 102(10): 4601–4613.
- [247] YANG Le, LI Xuemei, XIE Meihua, et al. Pleiotropic roles of Ras GTPases in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* identified through multi-omics analyses [J/OL]. *iScience*, 2021, 24(8): 102820. DOI: 10.1016/j.isci.2021.102820.
- [248] ZHOU Duanxu, ZHU Yingmei, BAI Na, et al. AoATG5 plays pleiotropic roles in vegetative growth, cell nucleus development, conidiation, and virulence in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* [J]. *Science China – Life Sciences*, 2022, 65(2): 412–425.
- [249] ZHANG Jie, DONG Suomeng, WANG Wei, et al. Plant immunity and sustainable control of pests in China: Advances, opportunities and challenges [J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2019, 49(11): 1479–1507.
- [250] BI Guozhi, SU Min, LI Nan, et al. The ZAR1 resistosome is a calcium-permeable channel triggering plant immune signaling [J]. *Cell*, 2021, 184(13): 3528–3541.
- [251] NGOU B P M, DING P, JONES J D G. Channeling plant immunity [J]. *Cell*, 2021, 184(13): 3358–3360.
- [252] CHEN Jian, LI Min, LIU Longyu, et al. ZAR1 resistosome and helper NLRs: Bringing in calcium and inducing cell death [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(8): 1234–1236.
- [253] CHEN Jing, ZHAO Yanxiao, LUO Xuanjie, et al. NLR surveillance of pathogen interference with hormone receptors induces immunity [J]. *Nature*, 2023, 613(7942): 145–152.
- [254] CHEN Renjie, SUN Pengwei, ZHONG Guitao, et al. The receptor-like protein 53 immune complex associates with LLG1 to positively regulate plant immunity [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(9): 1833–1846.
- [255] CHEN Xiaojiao, ZHU Min, JIANG Lei, et al. A multilayered regulatory mechanism for the autoinhibition and activation of a plant CC-NB-LRR resistance protein with an extra N-terminal domain [J]. *New Phytologist*, 2016, 212(1): 161–175.
- [256] DENG Yiwen, ZHAI Keran, XIE Zhen, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance [J]. *Science*, 2017, 355(6328): 962–965.
- [257] GAO Feng, ZHANG Bosen, ZHAO Jianhua, et al. Deacetylation of chitin oligomers increases virulence in soil-borne fungal pathogens [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(11): 1167–1176.
- [258] GUO Liwei, CESARI S, DE GUILLEN K, et al. Specific recognition of two MAX effectors by integrated HMA domains in plant immune receptors involves distinct binding surfaces [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(45): 11637–11642.

- [259] JACOB P, KIM N H, WU Feihua, et al. Plant "helper" immune receptors are Ca^{2+} -permeable nonselective cation channels [J]. *Science*, 2021, 373(6553): 420–425.
- [260] CHEN Zhaodan, LIU Fan, ZENG Mengzhu, et al. Convergent evolution of immune receptors underpins distinct elicitor recognition in closely related *Solanaceous* plants [J]. *Plant Cell*, 2023, 35(4): 1186–1201.
- [261] LIU Jiu, LIU Bing, CHEN Sufen, et al. A tyrosine phosphorylation cycle regulates fungal activation of a plant receptor Ser/Thr kinase [J]. *Cell Host & Microbe*, 2018, 23(2): 241–253.
- [262] LIU Li, SONG Wen, HUANG Shijia, et al. Extracellular pH sensing by plant cell-surface peptide-receptor complexes [J]. *Cell*, 2022, 185(18): 3341–3355.
- [263] MA Shoucai, LAPIN D, LIU Li, et al. Direct pathogen-induced assembly of an NLR immune receptor complex to form a holoenzyme [J/OL]. *Science*, 2020, 370(6521): eabe3069. DOI: 10.1126/science.abe3069.
- [264] NIE Jiajun, ZHOU Wenjing, LIU Jianying, et al. A receptor-like protein from *Nicotiana benthamiana* mediates VmE02 PAMP-triggered immunity [J]. *New Phytologist*, 2021, 229(4): 2260–2272.
- [265] SUN Yue, WANG Yan, ZHANG Xiaoxiao, et al. Plant receptor-like protein activation by a microbial glycoside hydrolase [J]. *Nature*, 2022, 610(7931): 335–342.
- [266] WANG Yan, XU Yanpeng, SUN Yujing, et al. Leucine-rich repeat receptor-like gene screen reveals that *Nicotiana* RX-EG1 regulates glycoside hydrolase 12 MAMP detection [J/OL]. *Nature Communications*, 2018, 9: 594. DOI: 10.1038/s41467-018-03010-8.
- [267] WU Yujun, GAO Yang, ZHAN Yanyan, et al. Loss of the common immune coreceptor BAK1 leads to NLR-dependent cell death [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(43): 27044–27053.
- [268] XIA Shitou, LIU Xueru, ZHANG Yuelin. Calcium channels at the center of nucleotide-binding leucine-rich repeat receptor-mediated plant immunity [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2021, 48(6): 429–432.
- [269] XIAO Yu, MARTIN S, HAN Zhifu, et al. Mechanisms of RALF peptide perception by a heterotypic receptor complex [J]. *Nature*, 2019, 572(7768): 270–274.
- [270] XU Ning, LUO Xuming, WU Wei, et al. A plant lectin receptor-like kinase phosphorylates the bacterial effector AvrPtoB to dampen its virulence in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(10): 1499–1512.
- [271] YU Dongli, SONG Wen, TAN E Y J, et al. TIR domains of plant immune receptors are 2', 3'-cAMP/cGMP synthetases mediating cell death [J]. *Cell*, 2022, 185(13): 2370–2386.
- [272] YUAN Minhang, JIANG Zeyu, BI Guozhi, et al. Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity [J]. *Nature*, 2021, 592(7852): 105–109.
- [273] ZHAI Keran, DENG Yiwen, LIANG Di, et al. RRM transcription factors interact with NLRs and regulate broad-spectrum blast resistance in rice [J]. *Molecular Cell*, 2019, 74(5): 996–1009.
- [274] ZHAI Keran, LIANG Di, LI Helin, et al. NLRs guard metabolism to coordinate pattern- and effector-triggered immunity [J]. *Nature*, 2022, 601(7892): 245–251.
- [275] ZHANG Yifan, YIN Zhiyuan, PI Lei, et al. A *Nicotiana benthamiana* receptor-like kinase regulates *Phytophthora* resistance by coupling with BAK1 to enhance elicitor-triggered immunity [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(6): 1553–1565.
- [276] ZHU Min, JIANG Lei, BAI Baohui, et al. The intracellular immune receptor Sw-5b confers broad-spectrum resistance to tospoviruses through recognition of a conserved 21-amino acid viral effector epitope [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(9): 2214–2232.
- [277] LI Jia, HUANG Haining, ZHU Min, et al. A plant immune receptor adopts a two-step recognition mechanism to enhance viral effector perception [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(2): 248–262.
- [278] WANG Jizong, WANG Jia, HU Meijuan, et al. Ligand-triggered allosteric ADP release primes a plant NLR complex [J/OL]. *Science*, 2019, 364(6435): eaav5868. DOI: 10.1126/science.aav5868.
- [279] WANG Jizong, HU Meijuan, WANG Jia, et al. Reconstitution and structure of a plant NLR resistosome conferring immunity [J/OL]. *Science*, 2019, 364(6435): eaav5870. DOI: 10.1126/science.aav5870.
- [280] WANG Dongmei, LIANG Xiangxiu, BAO Yazhou, et al. A malectin-like receptor kinase regulates cell death and pattern-triggered immunity in soybean [J/OL]. *EMBO Reports*, 2020, 21(11): e50442. DOI: 10.15252/embr.202050442.
- [281] JIA Xiaochen, ZENG Haihong, BOSE S K, et al. Chitosan oligosaccharide induces resistance to Pst DC3000 in *Arabidopsis* via a non-canonical N-glycosylation regulation pattern [J/OL]. *Carbohydrate Polymers*, 2020, 250: 116939. DOI: 10.1016/j.carbpol.2020.116939.
- [282] SUN Yubo, WU Hao, XU Shanshan, et al. Roles of the EPS66A polysaccharide from *Streptomyces* sp. in inducing tobacco resistance to tobacco mosaic virus [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, 209(Pt A): 885–894.
- [283] YE Wenxiu, MUNEMASA S, SHINYA T, et al. Stomatal immunity against fungal invasion comprises not only chitin-induced stomatal closure but also chitosan-induced guard cell death [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(34): 20932

- 20942.
- [284] YANG Chao, LIU Rui, PANG Jinhuan, et al. Poaceae-specific cell wall-derived oligosaccharides activate plant immunity via OsCERK1 during *Magnaporthe oryzae* infection in rice [J/OL]. Nature Communications, 2021, 12(1): 2178. DOI: 10.1038/s41467-021-24162-0.
- [285] ZANG Haoyu, XIE Shanshan, ZHU Bichun, et al. Mannan oligosaccharides trigger multiple defence responses in rice and tobacco as a novel danger-associated molecular pattern [J]. Molecular Plant Pathology, 2019, 20(8): 1067—1079.
- [286] ZHANG Chunguang, HOWLADER P, LIU Tongmei, et al. Alginate oligosaccharide (AOS) induced resistance to Pst DC3000 via salicylic acid-mediated signaling pathway in *Arabidopsis thaliana* [J/OL]. Carbohydrate Polymers, 2019, 225: 115221. DOI: 10.1016/j.carbpol.2019.115221.
- [287] XU Yuanpeng, ZHANG Yunhuan, ZHU Jinyin, et al. *Phytophthora sojae* apoplastic effector AEP1 mediates sugar uptake by mutarotation of extracellular aldose and is recognized as a MAMP [J]. Plant Physiology, 2021, 187(1): 321—335.
- [288] YANG Yuankun, ZHANG Yi, LI Beibei, et al. A *Verticillium dahliae* pectate lyase induces plant immune responses and contributes to virulence [J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1271. DOI: 10.3389/fpls.2018.01271.
- [289] NIE Jiajun, YIN Zhiyuan, LI Zhengpeng, et al. A small cysteine-rich protein from two kingdoms of microbes is recognized as a novel pathogen-associated molecular pattern [J]. New Phytologist, 2019, 222(2): 995—1011.
- [290] SONG Tianqiao, ZHANG You, ZHANG Qi, et al. The N-terminus of an *Ustilagoidea virens* Ser-Thr-rich glycosylphosphatidylinositol-anchored protein elicits plant immunity as a MAMP [J/OL]. Nature Communications, 2021, 12(1): 2451. DOI: 10.1038/s41467-021-22660-9.
- [291] WEI Chunle, ZHANG Jian, SHI Jing, et al. Synthesis, antiviral activity, and induction of plant resistance of indole analogues bearing dithioacetal moiety [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(50): 13882—13891.
- [292] CAO Juan, LIU Baoyou, XU Xinning, et al. Plant endophytic fungus extract ZNC improved potato immunity, yield, and quality [J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 707256. DOI: 10.3389/fpls.2021.707256.
- [293] LU Chongchong, LIU Haifeng, JIANG Depeng, et al. *Paecilomyces variotii* extracts (ZNC) enhance plant immunity and promote plant growth [J]. Plant and Soil, 2019, 441(1/2): 383—397.
- [294] LI Zezhen, ZHANG Shujuan, XUE Jianxin, et al. Exogenous melatonin treatment induces disease resistance against *Botrytis cinerea* on post-harvest grapes by activating defence responses [J/OL]. Foods, 2022, 11(15): 2231. DOI: 10.3390/foods11152231.
- [295] WANG Yameng, SHEN Chengbin, JIANG Qiaochu, et al. Seed priming with calcium chloride enhances stress tolerance in rice seedlings [J/OL]. Plant Science, 2022, 323: 111381. DOI: 10.1016/j.plantsci.2022.111381.
- [296] BOSE S K, HOWLADER P, JIA Xiaochen, et al. Alginate oligosaccharide postharvest treatment preserve fruit quality and increase storage life via abscisic acid signaling in strawberry [J]. Food Chemistry, 2019, 283: 665—674.
- [297] ZHUO Ruiling, LI Boqiang, TIAN Shiping. Alginate oligosaccharide improves resistance to postharvest decay and quality in kiwifruit (*Actinidia deliciosa* cv. Bruno) [J]. Horticultural Plant Journal, 2022, 8(1): 44—52.
- [298] YANG Xiaoxiang, HUANG Xiaoqin, ZHANG Lei, et al. The NDT80-like transcription factor CmNdt80a affects the conidial formation and germination, mycoparasitism, and cell wall integrity of *Coniothyrium minitans* [J]. Journal of Applied Microbiology, 2022, 133(2): 808—818.
- [299] GABRIELA C V, CEDRIC B, JEREMY G, et al. Reverse chemical ecology in a moth: machine learning on odorant receptors identifies new behaviorally active agonists [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2021, 78(19/20): 6593—6603.
- [300] CHENG Jianjun, CHEN Qinghua, GUO Qianshuang, et al. Moth sex pheromones affect interspecific competition among sympatric species and possibly population distribution by modulating pre-mating behavior [J]. Insect Science, 2023, 30(2): 501—516.
- [301] SHAN Shuang, SONG Xuan, KHASHAVEH A, et al. A female-biased odorant receptor tuned to the lepidopteran sex pheromone in parasitoid *Microplitis mediator* guiding habitat of host insects [J]. Journal of Advanced Research, 2023, 43: 1—12.
- [302] GUO Hao, MO Baotong, LI Guocheng, et al. Sex pheromone communication in an insect parasitoid, *Camponotus chlo-rideae* Uchida [J/OL]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(49): e2215442119. DOI: 10.1073/pnas.2215442119.
- [303] DING Baojian, XIA Yihan, WANG Honglei, et al. Biosynthesis of the sex pheromone component (*E,Z*)-7,9-Dodecadienyl acetate in the european grapevine moth, *Lobesia botrana*, involving increment 11 desaturation and an elusive increment 7 desaturase [J]. Journal of Chemical Ecology, 2021, 47(3): 248—264.
- [304] 刘天伟, 陈运康, 许春梅, 等. 田间二化螟雄蛾对不同配比性信息素的嗅觉反应及性信息素识别相关基因表达水平差异 [J]. 昆虫学报, 2021, 64(5): 585—596.
- [305] 刘万才, 刘振东, 朱晓明, 等. 我国昆虫性信息素技术的研发与应用进展 [J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(4): 803—811.
- [306] CHEN Kai, YU Ye, YANG Dehong, et al. Gtsf1 is essential for proper female sex determination and transposon silencing in the silkworm, *Bombyx mori* [J/OL]. PLoS Genetics, 2020, 16(11): e1009194. DOI: 10.1371/journal.pgen.1009194.

- [307] ZHANG Ru, ZHANG Zhongjie, HUANG Yongping, et al. A single ortholog of teashirt and tiptop regulates larval pigmentation and adult appendage patterning in *Bombyx mori* [J/OL]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2020, 121: 103369. DOI: 10.1016/j.ibmb.2020.103369.
- [308] ZHAO Yu, HUANG Gang, ZHANG Wenqing. Mutations in NInR1 affect normal growth and lifespan in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* [J/OL]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2019, 115: 103246. DOI: 10.1016/j.ibmb.2019.103246.
- [309] GUO Hao, CHEN Feng, ZHOU Mingyi, et al. CRISPR-Cas9-mediated mutation of methyltransferase METTL4 results in embryonic defects in silkworm *Bombyx mori* [J/OL]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(4): 3468. DOI: 10.3390/ijms24043468.
- [310] LIU Zulian, XU Jun, LING Lin, et al. CRISPR disruption of *TCTP* gene impaired normal development in the silkworm *Bombyx mori* [J]. Insect Science, 2019, 26(6): 973–982.
- [311] ZHANG Bili, LI Chunlin, LUAN Yue, et al. The role of chitinoglycosaminidase in the molting and wing development of the silkworm *Bombyx mori* [J/OL]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(7): 3850. DOI: 10.3390/ijms23073850.
- [312] CAO Song, HUANG Tianyu, SHEN Jie, et al. An orphan pheromone receptor affects the mating behavior of *Helicoverpa armigera* [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2020, 11: 413. DOI: 10.3389/fphys.2020.00413.
- [313] FAN Xiaobin, MO Baotong, LI Guocheng, et al. Mutagenesis of the odorant receptor co-receptor (Orco) reveals severe olfactory defects in the crop pest moth *Helicoverpa armigera* [J/OL]. BMC Biology, 2022, 20(1): 214. DOI: 10.1186/s12915-022-01411-2.
- [314] YANG Dehong, XU Jun, CHEN Kai, et al. BmPMFBP1 regulates the development of eupryne sperm in the silkworm, *Bombyx mori* [J/OL]. PLoS Genetics, 2022, 18(3): e1010131. DOI: 10.1371/journal.pgen.1010131.
- [315] DONG Zhanqi, HUANG Liang, DONG Feifan, et al. Establishment of a baculovirus-inducible CRISPR/Cas9 system for antiviral research in transgenic silkworms [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2018, 102(21): 9255–9265.
- [316] LIU Yujia, CHEN Dongbin, ZHANG Xiaoqian, et al. Construction of baculovirus-inducible CRISPR/Cas9 antiviral system targeting BmNPV in *Bombyx mori* [J/OL]. Viruses, 2022, 14(1): 59. DOI: 10.3390/v14010059.
- [317] WANG Huidong, SHI Yu, WANG Lu, et al. *CYP6AE* gene cluster knockout in *Helicoverpa armigera* reveals role in detoxification of phytochemicals and insecticides [J/OL]. Nature Communications, 2018, 9(1): 4820. DOI: 10.1038/s41467-018-07226-6.
- [318] WANG Jing, MA Huanhuan, ZUO Yayun, et al. CRISPR-mediated gene knockout reveals nicotinic acetylcholine receptor (nAChR) subunit $\alpha 6$ as a target of spinosyns in *Helicoverpa armigera* [J]. Pest Management Science, 2020, 76(9): 2925–2931.
- [319] ASAD M, LIU Dan, LI Jianwen, et al. Development of CRISPR/Cas9-mediated gene-drive construct targeting the phenotypic gene in *Plutella xylostella* [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2022, 13: 938621. DOI: 10.3389/fphys.2022.938621.
- [320] YAN Shuo, YIN Meizhen, SHEN Jie. Nanoparticle-based nontransformative RNA insecticides for sustainable pest control: mechanisms, current status and challenges [J]. Entomologia Generalis, 2023, 43: 21–30.
- [321] 张文庆, 王桂荣, 等. RNA 干扰——从基因功能到生物农药 [M]. 北京: 科学出版社, 2021.
- [322] CHOUDHARY C, MEGHWANSHI K K, SHUKLA N, et al. Innate and adaptive resistance to RNAi: a major challenge and hurdle to the development of double stranded RNA-based pesticides [J/OL]. 3 Biotech, 2021, 11(12): 498. DOI: 10.1007/s13205-021-03049-3.
- [323] COOPER A M W, KRISTOPHER S, ZHANG Jianzhen, et al. Molecular mechanisms influencing efficiency of RNA interference in insects [J]. Pest Management Science, 2019, 75(1): 18–28.
- [324] ZHOU Jie, LIU Guangyang, GUO Zhaojiang, et al. Stimuli-responsive pesticide carriers based on porous nanomaterials: A review [J/OL]. Chemical Engineering Journal, 2023, 455: 140167. DOI: 10.1016/j.cej.2022.140167.
- [325] WANG Zhiwei, LI Yu, ZHANG Borui, et al. Functionalized carbon dot-delivered RNA nano fungicides as superior tools to control *Phytophthora* pathogens through plant RdRP1 mediated spray-induced gene silencing [J/OL]. Advanced Functional Materials, 2023, 33(22): 2213143. DOI: 10.1002/adfm.202213143.
- [326] WANG Kangxu, PENG Yingchuan, CHEN Jiasheng, et al. Comparison of efficacy of RNAi mediated by various nanoparticles in the rice striped stem borer (*Chilo suppressalis*) [J/OL]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2020, 165: 104467. DOI: 10.1016/j.pestbp.2019.10.005.
- [327] YAN Shuo, QIAN Jin, CAI Chong, et al. Spray method application of transdermal dsRNA delivery system for efficient gene silencing and pest control on soybean aphid *Aphis glycines* [J]. Journal of Pest Science, 2020, 93: 449–459.
- [328] LÜ Zihao, XIONG Mingxin, MAO Jie, et al. A dsRNA delivery system based on the rosin-modified polyethylene glycol and chitosan induces gene silencing and mortality in *Nilaparvata lugens* [J]. Pest Management Science, 2023, 79(4): 1518–1527.
- [329] 张宏军, 陶岭梅, 刘学, 等. 我国生物农药登记管理情况分析 [J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(1): 9–17.

(责任编辑: 杨明丽)