

昆虫病原线虫生物防控草地贪夜蛾的室内及田间效果和影响因素

刘奇志* 蔡佳仪 张小涵

(中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193)

摘要: 联合国粮食及农业组织 2018 年向全球发布草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是重要的预警害虫。据报道, 2019 年我国已有 26 个省(区、市)的作物受到草地贪夜蛾为害。目前已经发现草地贪夜蛾幼虫对某些化学农药产生抗性的现象, 为缓解其抗药性产生, 具有主动寻找寄主害虫的昆虫病原线虫为草地贪夜蛾的生物防治提供了应用潜能。该文从昆虫病原线虫高效侵染种(品系)及其浓度、共生菌、草地贪夜蛾幼虫易感龄期、田间致死力及影响防控效果的因素等方面进行综述, 以期为田间有效利用昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾提供参考。

关键词: 草地贪夜蛾; 昆虫病原线虫; 室内侵染; 田间致死力; 田间防控效果影响因素

Entomopathogenic nematodes for biocontrol of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their indoor/field control efficiency and influencing factors

Liu Qizhi* Cai Jiayi Zhang Xiaohan

(Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: The Food and Agriculture Organization of the United Nations announced in 2018 that fall armyworm *Spodoptera frugiperda* was an important early warning pest. It was reported that, up to 2019, 26 provinces (regions and cities) in China have suffered from this pest. The larvae of *S. frugiperda* have developed resistance to some chemical pesticides. For alleviating the resistance, entomopathogenic nematode (EPN) featured with actively searching host pests have the potential for biocontrol of *S. frugiperda*. This review aimed to summarize the highly infective EPN species (strains) and their concentrations, the susceptible instars of *S. frugiperda* larvae, EPN symbiotic bacteria and highly efficient infection, EPN lethality to the larvae in fields and factors affecting the pest control efficiency. The hope is that it can provide useful information for EPN utilization in the field as an effective biological control agent against *S. frugiperda*.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; entomopathogenic nematodes (EPN); laboratory study on EPN infection; field trial on EPN efficiency; influencing factors in the field

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*, 隶属于鳞翅目夜蛾科灰翅夜蛾属, 起源于南北美洲地区 (Sparks, 1979), 2019 年 1 月从缅甸入侵我国云南省 (全国农业技术推广服务中心, 2019), 不到一年就已扩散到了黄河流域及其以南地区 20 多个省份 (吴秋

琳等, 2019; 姜玉英等, 2019a,b)。通过分子鉴定, 入侵我国的种群为玉米型草地贪夜蛾 (张磊等, 2019)。草地贪夜蛾具有迁飞能力强、扩散速度快、适生区域大、寄主范围广、食性杂、食量大、增殖潜能强和突发为害重等突出特点, 一夜可飞行逾 100 km,

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFE0120400)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: lqzzyx126@126.com

收稿日期: 2021-06-07

可从南美洲、北美洲亚热带地区迁飞到非洲中部和西部,再到亚洲多个国家(石旺鹏,2020),1头雌蛾可产卵1 000多粒,能对玉米、花生、甘蔗、棉花、大豆和苜蓿等80多种作物造成巨大经济损失(Montezano et al., 2018; 王磊等,2019)。

生产中发现菊酯类、有机磷类和氨基甲酸盐类等多种常用化学杀虫剂及Bt制剂等已被用来控制草地贪夜蛾,开始有较好的防治效果,但由于草地贪夜蛾较强的增殖潜能,在短暂的2年内就已经产生了不同程度的耐药性或抗药性(Al-Sarar et al., 2006; 颜珣等,2019; 石旺鹏,2020)。种植转Bt基因抗虫玉米(简称Bt玉米)是一种控制草地贪夜蛾为害的有效措施。在美国,草地贪夜蛾一直是玉米和棉花等作物的重要害虫。20世纪90年代以来,美国通过种植Bt玉米实现了草地贪夜蛾的可持续控制(吴孔明,2020)。吴孔明(2020)研究表明,草地贪夜蛾对Bt玉米没有产生明显的抗性,而且中国的Bt玉米对草地贪夜蛾的抗性评价结果也显示,Bt玉米对草地贪夜蛾具有很高的抗性水平(张丹丹和吴孔明,2019; 吴孔明,2020)。吴孔明(2020)建议要充分利用应急防控阶段所能提供的3~5年窗口期,尽快制订实施以Bt玉米等高新技术为核心的草地贪夜蛾可持续治理策略。但国外有研究表明,随着转Bt基因作物的持续种植,草地贪夜蛾对转cry1F、cry1Ab和cry2Ab2等抗虫基因的玉米已经产生了不同程度的抗性(Siebert et al., 2008; Martinelli et al., 2017)。由此可见,在草地贪夜蛾的种群数量及其为害的控制中,以施用化学农药和种植Bt玉米为主要防控策略将面临着严峻挑战。虽然进入我国的草地贪夜蛾目前对Bt玉米尚未产生抗性(吴孔明,2020),为防患于未然,生物防控产品或制剂及其应用技术研究正在进行。

寄生蜂、寄生蝇和瓢虫等天敌昆虫具有控制草地贪夜蛾种群数量增长的功能。白僵菌、绿僵菌*Metarrhizium anisopliae*和Bt等微生物农药具有保护生态环境的优点,适用于种群密度低或高湿等环境(吴孔明,2020)。草地贪夜蛾幼虫似乎最不易受白僵菌侵染(Wraight et al., 2010)。但目前已有相关的研究表明白僵菌可侵染草地贪夜蛾,如García et al.(2011)从草地贪夜蛾幼虫体内分离到的球孢白僵菌*Beauveria bassiana* Bb42菌株对2龄幼虫的致死率可高达96.6%;唐璞等(2019)对1株球孢白僵菌菌株的室内研究结果表明其对草地贪夜蛾2龄幼虫致死

率为30%;陈万斌等(2019)和Cruz-Avalos et al.(2019)报道,球孢白僵菌菌株Bb39、Bb23、Bb9、Bb40、Bb19和Bb21对草地贪夜蛾卵的致病率介于38%到92%之间,使幼虫的死亡率介于19%~74%之间。绿僵菌也是侵染草地贪夜蛾的重要真菌。绿僵菌菌株ICIPE 78和ICIPE 41对低龄幼虫的致死率分别为87.0%和96.5%(Akutse et al., 2019);菌株Ma22、Ma41和Mr8对卵和初孵幼虫的致死率达100%(Cruz-Avalos et al., 2019);莱氏绿僵菌*Metarrhizium rileyi*可侵染3~6龄草地贪夜蛾幼虫,感染幼虫体表起初被白色菌丝覆盖,后出现绿色粉状分生孢子,对3龄幼虫的感染率最高,为0.96%(Ruiz-Nájera et al., 2013; 陈万斌等,2019)。绿僵菌防治草地贪夜蛾的田间试验防效接近70%(耿协洲等,2021)。

昆虫病原线虫作为生物防治制剂的一大类群,具有诸多优点,如无植物毒性,害虫寄主范围广,易于批量繁殖,可商品化生产,与其体内的共生细菌共同作用于靶标害虫,具有独特的致病性(Griffin et al., 2005),其通过寄主的二氧化碳、体温、粪便、角质层、电磁场和振动等线索来定位寄主,具有主动寻找隐蔽寄主的特性,能在48 h内使害虫衰弱或死亡(Gaugler & Kaya, 1990; Poinar, 1990; Andaló et al., 2010)。自20世纪80年代以来已经有来自50多个国家在努力研究和开发昆虫病原线虫作为生物杀虫剂,在欧洲及北美洲国家、澳大利亚、日本和中国已经有商业化产品(Ehlers, 1996; Kaya et al., 2006)作为蛴螬、韭蛆*Bradysia odoriphaga*(Ehlers, 1996; 刘奇志等,2002; 颜珣等,2019)、小地老虎*Agrotis ipsilon*(杨建全等,2000; 刘奇志等,2002)和甜菜夜蛾*Spodoptera exigua*(Kaya, 1985)等土栖或某发育阶段土栖害虫的生物防治制剂(Ehlers, 1996; 刘奇志等,2002; Kaya et al., 2006)。目前利用昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾的研究已在全世界多个国家开展,颜珣等(2019)围绕昆虫病原线虫种类及其品系、有效的叶面保护剂、高相容性的增效药剂、适宜的施用技术及线虫-害虫-植物间的互作关系几个方面进行了研究进展综述;陈万斌等(2019)和Guo et al.(2020)对昆虫病原线虫种类及与相容化学杀虫剂、微生物制剂混合施用方面进行了研究进展综述。本文将在昆虫病原线虫的室内侵染、田间致死力、防控效果影响因素3个方面进行补充报道,以期为利用昆虫病原线虫有效防治草地贪夜蛾提供参考。

1 室内高效侵染草地贪夜蛾幼虫的昆虫病原线虫种类与品系

有研究表明昆虫病原线虫种(品系)与不同寄主结合的毒力不同,理想的致死浓度也不同(Kaya & Hara, 1981)。因此,一些研究学者首先进行室内高侵染力的昆虫病原线虫种及品系的筛选以及致死浓度的确定,以指导田间试验、确定有效的施用浓度和剂量。

1.1 昆虫病原线虫高效侵染种(品系)及其浓度

不同的昆虫病原线虫种(品系)及其浓度对草地贪夜蛾幼虫的最终致死率不同。梁铭荣等(2020)在室内测定了4种昆虫病原线虫对草地贪夜蛾的致死力,其中小卷蛾斯氏线虫 *Steinernema carpocapsae* All品系与草地贪夜蛾数量比为50:1时,侵染36 h后草地贪夜蛾2龄幼虫的死亡率为92%;长尾斯氏线虫 *S. longicaudum* X-7品系与草地贪夜蛾数量比为50:1时,侵染36 h后草地贪夜蛾2龄幼虫的死亡率为80%;芜湖夜蛾斯氏线虫 *S. feltiae* SN品系与草地贪夜蛾数量比为400:1时,侵染36 h后草地贪夜蛾2龄幼虫的死亡率为88%;嗜菌异小杆线虫 *Heterorhabditis bacteriophora* H06品系与草地贪夜蛾数量比为400:1时,侵染36 h后草地贪夜蛾2龄幼虫的死亡率为32%。上述结果表明,嗜菌异小杆线虫H06品系对草地贪夜蛾的致病性明显低于其他3种斯氏线虫。但也有不同的研究结果,de Souza et al.(2012)研究发现异小杆线虫属 *Heterorhabditis* 的线虫比斯氏线虫属 *Steinernema* 的线虫对草地贪夜蛾

的毒力更高。

Leyva-Hernández et al.(2018)在实验室条件下测定了 *Steinernema riobrave* 对草地贪夜蛾3龄幼虫的侵染力,分别以100、250和500侵染期线虫/幼虫(infective juveniles/larva, IJs/larva)3个浓度进行侵染,在侵染96~168 h后,浓度为500 IJs/larva时致死率高达90%,均高于其他浓度的致死率。Sánchez et al.(2019)在实验室条件下测定了嗜菌异小杆线虫200、300、500和750 IJs/larva四个浓度对草地贪夜蛾3龄幼虫的侵染力,结果显示浓度为750 IJs/larva时,玉米植株受害率为53.33%,草地贪夜蛾3龄幼虫的死亡率为84.44%,效果均好于其他3个浓度。以上结果显示,随着昆虫病原线虫浓度增大,寄主害虫的致死率随之增高(Leyva-Hernández et al., 2018; Sánchez et al., 2019)。但 Andaló et al.(2010)在实验室条件下测定了150、200、250、300和350 IJs/larva五个浓度的 *S. arenarium* 和异小杆线虫 RSC02品系对草地贪夜蛾幼虫的致病力,发现200 IJs/larva浓度下的 *S. arenarium* 和异小杆线虫 RSC02品系对草地贪夜蛾幼虫的致病力均最强,草地贪夜蛾死亡率分别为100%和77.5%,其致病力不再随着浓度的增加而增大。当昆虫病原线虫过多时,种内个体彼此间会进行致命性的相互缠绕,导致线虫受伤、瘫痪,最终死亡(Zenner et al., 2014),由此看出,昆虫病原线虫数量过大,存在着密度制约。目前在室内关于昆虫病原线虫种或品系及其浓度高效侵染草地贪夜蛾幼虫的相关报道已有较多(表1)。

表1 高效侵染草地贪夜蛾幼虫的昆虫病原线虫种(品系)及其浓度

Table 1 Highly efficient entomopathogenic nematode species (strains) and their concentrations against the larvae of *Spodoptera frugiperda*

高效昆虫病原线虫种(品系) Efficient entomopathogenic nematode species (strain)	最适线虫浓度 Optimum nematode concentration/(IJs/larva)	草地贪夜蛾死亡率 Mortality of <i>S. frugiperda</i> /%	参考文献 Reference
嗜菌异小杆线虫 <i>Heterorhabditis bacteriophora</i>	40	65	Zamora & Markelyn, 2019
嗜菌异小杆线虫 HP88品系 <i>H. bacteriophora</i> HP88	200	75	Calle, 2019
嗜菌异小杆线虫 <i>H. bacteriophora</i>	750	84	Sánchez et al., 2019
嗜菌异小杆线虫 <i>H. bacteriophora</i>	200	78	Garcia et al., 2008
异小杆线虫 RSC02品系 <i>Heterorhabditis</i> sp. RSC02	200	98	Andaló et al., 2010
异小杆线虫 RSC02品系 <i>Heterorhabditis</i> sp. RSC02	170	65	Zamora & Markelyn, 2019
<i>H. indica</i>	400	75	Garcia et al., 2008
<i>Steinernema diaprepesi</i> SRC	100	100	Caccia et al., 2014
<i>S. arenarium</i>	200	100	Andaló et al., 2010
斯氏线虫 IBCB-n6品系 <i>Steinernema</i> sp. IBCB-n6	280	100	Garcia et al., 2008
<i>S. riobrave</i>	500	90	Leyva-Hernández et al., 2018

1.2 昆虫病原线虫高效侵染草地贪夜蛾幼虫的龄期

寄主昆虫不同龄期、不同发育阶段对昆虫病原线虫的易感性不同(Kaya & Hara, 1981)。害虫对昆虫病原线虫越易感,昆虫病原线虫的侵染越高效,致死率越高。

鳞翅目昆虫对芜菁夜蛾线虫的易感性存在龄期差异,低龄幼虫对线虫的敏感性较差。室内测定结果表明,草地贪夜蛾被芜菁夜蛾线虫SN品系侵染72 h后其对3龄幼虫的LC₅₀为110.58 IJs/mL,对6龄幼虫的LC₅₀为93.35 IJs/mL(待发表);按50:1的数量比被小卷蛾斯氏线虫All品系侵染36 h后,草地贪夜蛾2龄和5龄幼虫的死亡率分别为92%和100%(梁铭荣等,2020);被嗜菌异小杆线虫侵染72 h后也得到了类似的结果,2龄幼虫死亡率为50%,低于3、4、5龄幼虫的死亡率,5龄幼虫的死亡率最高,达75%(Calle, 2019);按400:1的数量比被嗜菌异小杆线虫H06品系侵染36 h后,草地贪夜蛾2龄和5龄幼虫的死亡率分别为32%和67.5%(梁铭荣等,2020);樱桃异小杆线虫*H. beicherriana*侵染72 h后,其对草地贪夜蛾3龄幼虫的LC₅₀为300.28 IJs/mL,对6龄幼虫的LC₅₀为227.60 IJs/mL。*Oscheius chongmingensis*为小杆科线虫(Liu et al., 2012),其侵染草地贪夜蛾3龄幼虫72 h后,LC₅₀为6 847.40 IJs/mL,侵染6龄幼虫的LC₅₀为4 486.40 IJs/mL(待发表)。造成这种差异一方面可能由于低龄幼虫体长和体宽、气门大小比高龄幼虫的小,线虫不易侵入,另一方面可能由于个体小的昆虫所发出引诱线虫物质的量如CO₂等挥发物较少,因而造成了线虫的感染力更低(魏洪义等,2000)。

但也有研究表明,随着草地贪夜蛾龄期的增加,对昆虫病原线虫的敏感性降低。Fuxa et al.(1988)测定了草地贪夜蛾的1、3、5龄期幼虫和蛹对芜菁夜蛾斯氏线虫Mexican品系的敏感性,被线虫侵染后1龄幼虫的死亡率达97.1%~100%,3龄幼虫的死亡率为38.0%~67.3%,而5龄幼虫的死亡率为10.0%~63.3%。在施用线虫浓度高于1、3、5龄幼虫所用浓度的条件下,蛹的死亡率仍低于前者,仅为7.0%~20.0%,与Kaya(1985)和Calle(2019)的试验结果相反。从而说明在昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾的室内试验中,需要研究和评估更多种(品系)的昆虫病原线虫对草地贪夜蛾龄期的敏感性,以取得理想的田间防治效果。

1.3 昆虫病原线虫及其共生菌对草地贪夜蛾幼虫致病力

当昆虫病原线虫遇到新的寄主时,可以通过口

腔、肛门、呼吸气孔或直接穿透昆虫角质层进入寄主血腔,释放出自身携带的共生细菌,该共生细菌在寄主体内繁殖并释放许多致命的毒力因子,包括毒素、水解酶、溶血素和抗菌化合物的复合物,通常在48 h内杀死昆虫寄主(Forst et al., 1997)。与昆虫病原线虫及其共生菌相关的研究结果显示,共生菌侵染小菜蛾*Plutella xylostella*、棉铃虫*Helicoverpa armigera*和甜菜夜蛾等不同寄主害虫,均具有很高的致病力(Abdel-Razek, 2003; 2006),表明昆虫病原线虫体内共生细菌在农业害虫防治中有着广阔的应用前景。

线虫与其携带的共生细菌之间具有高度的特异性和专化性(张军鸽等,2008),通常高致死率的共生菌对应高致死率的线虫,而且共生菌的致病力通常强于携带它们的昆虫病原线虫本身,并且不同线虫携带的共生菌对草地贪夜蛾的致病力不同(de Marco Salvadori et al., 2012)。de Marco Salvadori et al.(2012)测定了异小杆线虫NETEP12、NETEP15、NETEP30、NETEP32品系以及斯氏线虫NETEP05、NETEP06、NETEP07、NETEP33品系及其共生菌对草地贪夜蛾5龄幼虫的致病性,结果显示异小杆线虫NEPET12、NEPET15、NEPET30和NEPET32品系侵染对草地贪夜蛾的致死率分别为77%、69%、56%和55%,而其携带的共生菌12H-A、15H-S、30H-B和32H-E对草地贪夜蛾的致死率分别为96%、95%、89%和75%,均高于其线虫本身对幼虫的致死率,并且高于来自斯氏线虫4个品系NETEP05、NETEP06、NETEP07和NETEP33的共生菌5S-L、6S-J、7S-U和33S-C对草地贪夜蛾幼虫的致死率。由此说明昆虫病原线虫的共生菌对草地贪夜蛾幼虫有很大的防治潜力。因此,进一步深入研究线虫共生菌对害虫的致死活性、挖掘产品开发潜力十分必要。

2 昆虫病原线虫田间防控草地贪夜蛾效果

昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾的研究目前还主要处于室内毒理测定阶段,田间试验研究及应用研究报道极少。从本课题组开展的田间试验结果看,在施用剂量相近的情况下,不同种(品系)的昆虫病原线虫在田间对草地贪夜蛾的防治效果不同。芜菁夜蛾斯氏线虫SN品系在3.7×10⁹ IJs/hm²剂量下对草贪幼虫的田间校正虫口减退率为65.80%,嗜菌异小杆线虫H06品系在1.6×10⁹ IJs/hm²剂量下对草贪幼虫的田间校正虫口减退率为28.04%(待发表)。

3 昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾田间效果的影响因素

田间影响昆虫病原线虫防控草地贪夜蛾效果的因素除了线虫种(品系)及其剂量等生物因素外,还有与施用技术有关的非生物因素,如施用器械、喷头大小、施用时间和施用部位等。

3.1 生物因素

昆虫病原线虫种(品系)及其在田间的施用剂量是影响防控草地贪夜蛾效果的重要因素之一。芜菁夜蛾线虫SN品系和嗜菌异小杆线虫H06品系侵染草地贪夜蛾3龄幼虫72 h时的校正死亡率为100.00%,樱桃异小杆线虫侵染3龄幼虫72 h时的校正死亡率为70.00%(待发表)。芜菁夜蛾线虫分别在 2.5×10^8 IJs/hm²和 2.5×10^9 IJs/hm²剂量下对草地贪夜蛾幼虫的田间校正虫口减退率分别为30.3% (Richter & Fuxa, 1990)和46.0%(待发表)。

3.2 非生物因素

3.2.1 温度

环境温度对昆虫病原线虫的发育、繁殖、侵染力和致死速率的影响受到广大研究者的重视。杨平和李素春(1998)研究了温度对芜菁夜蛾线虫发育繁殖的影响,结果表明,在10℃以下和30℃以上线虫不能发育至成虫,在12℃和30℃下可发育至成虫,但失去繁殖能力;在15~28℃范围内,随着温度升高,线虫发育速度加快,最适宜的生长温度为25℃。同一物种的不同品系具有不同的发育和繁殖温度限制,且高于或低于一定温度将导致线虫停止发育和繁殖。温度对线虫的寄生活动和侵染力有直接影响。Gouge et al.(1999)研究发现高于35~37℃的温度会中断线虫的生命周期,最佳的线虫寄生温度为24℃, *S. riobrave* 侵染甜菜夜蛾的最佳温度是25℃。Shapiro-Ilan et al.(1999)在实验室条件下,测试了温度对昆虫病原线虫侵染甘蔗非耳象甲 *Diaprepes abbreviatus* 生防潜力的影响,比较了 *S. riobrave*、嗜菌异小杆线虫和 *Heterorhabditis indica* 三种线虫的毒力,结果表明3种线虫在21℃时的毒力低于24℃或27℃时的毒力。Hazir et al.(2001)研究结果显示,5个斯氏线虫品系在25℃和28℃时侵染寄主死亡的时间最快,而在8℃时寄主死亡的时间最慢。以上研究表明温度影响着昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾的整个过程,适宜的温度是防治成功的前提。

3.2.2 湿度

作为有潜力的生物防治制剂,昆虫病原线虫可

在湿度水平较高、干燥速度相对较慢的环境中致害虫。湿度对线虫的存活和毒力都具有关键性影响。斯氏线虫和异小杆线虫在相同湿度条件下的存活率差异很大。Liu et al.(2003)研究表明,在相对湿度为97%条件下处理72 h,2种斯氏线虫、3种异小杆线虫的存活率均下降,这5种线虫再在相对湿度85%条件下继续处理24 h,斯氏线虫的存活率没有进一步下降,而异小杆线虫的存活率急剧下降到30%~50%。同种线虫在不同湿度条件下的存活率和致死力不尽相同。Glazer(1992)和Glazer et al.(1992)比较了45%、60%和80%相对湿度条件下小卷蛾斯氏线虫在菜豆叶片上的存活率,结果表明在相对湿度为60%和添加抗干燥剂的条件下,线虫存活率和致死力均有所提高;而且测定了土壤湿度对格氏斯氏线虫NC1品系、芜菁夜蛾线虫 Biosys 369品系、小卷蛾斯氏线虫 NY001品系、嗜菌异小杆线虫 Oswego 品系和 Tuscarora 品系毒力的影响,结果表明所有供试线虫的毒力均随土壤含水量的增加而增强,在低湿度条件下,昆虫病原线虫的毒力可以通过土壤复水来恢复。在低湿度土壤中被线虫侵染的害虫死亡率一般较低,但在复水后害虫死亡率则上升到较高水平。

在防治叶面害虫的实际应用中,发现棉铃虫和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 在低湿度的棉株上为害时,添加抗干燥剂到昆虫病原线虫溶液中,不仅害虫死亡率(85%~95%)高于对照的死亡率(22%),叶片的损害率也明显降低(Glazer, 1992; Glazer et al., 1992)。为保护线虫免受干燥和紫外线辐射胁迫,提高昆虫病原线虫在田间的应用效果,一些抗干燥剂、保湿剂等添加到线虫稀释液中的载体已进入研发阶段(Glazer et al., 1992; 陈贤群等, 2016)。

3.2.3 紫外线辐射

相对而言,目前昆虫病原线虫对隐蔽性害虫的防治应用比较广泛,而对叶片害虫的防治应用较少,原因是田间防治效果不理想,紫外线UV-B辐射是重要的影响因子之一。为探明紫外线辐射对昆虫病原线虫的作用,钱秀娟等(2019)以从甘肃省分离得到的昆虫病原线虫为研究材料,测定了经20 W和40 W紫外线辐射后斯氏线虫属(芜菁夜蛾线虫和 *S. kraussei*)和异小杆线虫属(*Heterorhabditis brevicaudis* 和 *H. megidis*)4种昆虫病原线虫9个品系的线虫存活率,并测定了这9个品系线虫对大蜡螟 *Galleria mellonella* 的致死力,结果表明经紫外线辐射后供试

的9个品系线虫存活率未发生显著变化,20 W紫外线辐射30 min后,芜菁夜蛾线虫0639C和0663TD品系对大蜡螟的致死力提高,其中0639C品系的致死力显著升高,芜菁夜蛾线虫0661YM品系的致死力显著降低,其余各品系线虫致死力均无显著变化。

3.2.4 田间施用昆虫病原线虫器具

田间施用昆虫病原线虫时,喷雾器类型、电动喷雾器的压力、喷嘴过滤网和箱口过滤网的筛孔大小都可能影响昆虫病原线虫的喷出数量和存活质量。本课题组研究表明,用花壶和用电动喷雾器喷施同剂量(1.6×10^9 IJs/ hm^2)同种(品系)线虫(芜菁夜蛾线虫SN品系),其防治效果不同,前者的草地贪夜蛾幼虫校正虫口减退率为26.5%,后者的可达39.3%(待发表)。

一般在电动喷雾器的喷嘴直径大于1.2 mm、喷水压力小于0.5 MPa情况下,线虫的喷出数量和存活质量不受影响。Garcia et al.(2008)研究发现电动喷雾器(200kPa、D8喷嘴和DC45扩散器)喷嘴的过滤网筛孔在0.30 mm以下不影响*H. indica*和斯氏线虫IBCB-n6品系的喷出量,筛孔小至0.15 mm时,线虫的喷出量减少约30%~50%。Garcia et al.(2008)还用有液压回路的PJH®喷雾器测试了喷雾压力及喷嘴过滤网筛孔大小对昆虫病原线虫存活率的影响,结果显示,在200 kPa压力下,AI110015VS型号的喷嘴对斯氏线虫IBCB-n6品系的存活率(75%)略有影响,对*H. indica*的存活率(90%)无显著影响,其原因主要与过滤网筛孔小(0.15 mm)有关,其他喷嘴型号的喷雾器AI11003VS、D3-DC25、D8-DC45过滤网筛孔都是0.30 mm或0.71 mm,几乎不影响2种线虫的存活率,尽管有200 kPa的压力也不影响。

4 展望

昆虫病原线虫具有主动寻找寄主、致死速度快和不产生抗药性等优点,对草地贪夜蛾的高效防治具有很大潜力和应用前景。但目前的研究还多数停留在实验室阶段,田间应用昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾的研究还较少,效果也不够理想。目前昆虫病原线虫较好的田间防治效果尚未达到70%,离生产中种植者可以接受的85%以上有效性的标准还有一定距离。

因此,在今后的研究中,短期战略中应加速对已商品化的昆虫病原线虫侵染草地贪夜蛾机理的研究,从中挖掘出研发昆虫病原线虫助剂的思路,随后

集中研发具增效或加性效应的助剂并进行田间效果验证,进而产业化发展,同时建立昆虫病原线虫田间实用技术体系,推动昆虫病原线虫生物防治草地贪夜蛾的进程。长期战略中应加速已筛选出的高侵染力昆虫病原线虫的商品化生产,同时加强本土昆虫病原线虫的分离、鉴定和筛选,建立国家昆虫病原线虫资源库,不仅可以为草地贪夜蛾的生物防治提供资源,也可以为其他鳞翅目、鞘翅目害虫的生物防治提供资源。

参 考 文 献 (References)

- Abdel-Razek AS. 2003. Pathogenic effects of *Xenorhabdus nematophilus* and *Photorhabdus luminescens* (Enterobacteriaceae) against pupae of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). Journal of Pest Science, 76(4): 108–111
- Abdel-Razek AS. 2006. Infectivity prospects of both nematodes and bacterial symbionts against cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* (Biosduval) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Pest Science, 79(1): 11–15
- Akutse KS, Kimemia JW, Ekesi S, Khamis FM, Ombura OL, Subramanian S. 2019. Ovicidal effects of entomopathogenic fungal isolates on the invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Applied Entomology, 143(6): 626–634
- Al-Sarar A, Hall FR, Downer RA. 2006. Impact of spray application methodology on the development of resistance to cypermethrin and spinosad by fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). Pest Management Science, 62(11): 1023–1031
- Andaló V, Santos V, Moreira GF, Moreira CC, Moino JA Jr. 2010. Evaluation of entomopathogenic nematodes under laboratory and greenhouses conditions for the control of *Spodoptera frugiperda*. Ciéncia Rural, 40: 1860–1866
- Caccia MG, del Valle E, Doucet ME, Lax P. 2014. Susceptibility of *Spodoptera frugiperda* and *Helicoverpa gelotopoeon* (Lepidoptera: Noctuidae) to the entomopathogenic nematode *Steinernema diaprepesi* (Rhabditida: Steinernematidae) under laboratory conditions. Chilean Journal of Agricultural Research, 74(1): 123–126
- Calle YH. 2019. Patogenicidad de *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar en larvas de *Spodoptera frugiperda* en maíz. Peruvian Agricultural Research, 1(1): 11–16
- Chen WB, Li YY, Wang MQ, Liu CX, Mao JJ, Chen HY, Zhang LS. 2019. Entomopathogen resources of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their application status. Plant Protection, 45(6): 1–19 (in Chinese) [陈万斌, 李玉艳, 王孟卿, 刘晨曦, 毛建军, 陈红印, 张礼生. 2019. 草地贪夜蛾的昆虫病原微生物资源及其应用现状. 植物保护, 45(6): 1–19]
- Chen XQ, Liu QZ, Cao JF, Wei TY, Shi Y, Guo L. 2016. Evaluation of two entomopathogenic nematode species for control of *Batocera lineolata* on walnut trees. Chinese Journal of Biological Control, 32(1): 1–5

- 32(4): 456–461 (in Chinese) [陈贤群, 刘奇志, 曹景富, 魏太阳, 施艳, 郭蕾. 2016. 两种昆虫病原线虫防治核桃云斑天牛田间效果评价. 中国生物防治学报, 32(4): 456–461]
- Cruz-Avalos AM, Bivián-Hernández M, Ibarra JE, del Rincón-Castro MC. 2019. High virulence of Mexican entomopathogenic fungi against fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 112(1): 99–107
- de Marco Salvadori J, Defferrari MS, Ligabue-Braun R, Yamazaki Lau E, Salvadori JR, Carlini CR. 2012. Characterization of entomopathogenic nematodes and symbiotic bacteria active against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and contribution of bacterial urease to the insecticidal effect. *Biological Control*, 63 (3): 253–263
- de Souza LM, Moino J, Mertz NR, da Silva M, Soares FM, Bonete F. 2012. Entomopathogenic nematodes and their compatibility with imidacloprid in the control of *Spodoptera frugiperda* in a forest nursery. *Nematologia Brasileira*, 36(1/2): 32–41
- Ehlers R. 1996. Current and future use of nematodes in biocontrol: practice and commercial aspects with regard to regulatory policy issues. *Biocontrol Science and Technology*, 6(3): 303–316
- Forst S, Dowds B, Boemare N, Stackebrandt E. 1997. *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: bugs that kill bugs. *Annual Review of Microbiology*, 51(1): 47–72
- Fuxa JR, Richter AR, Acudelo-Silva F. 1988. Effect of host age and nematode strain on susceptibility of *Spodoptera frugiperda* to *Steinernema feltiae*. *Journal of Nematology*, 20 (1): 91–95
- García GC, González MB, Bautista-Martínez N. 2011. Pathogenicity of isolates of entomopathogenic fungi against *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Epilachna varivestis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 37(2): 217–222
- Garcia LC, Raetano CG, Leite LG. 2008. Application technology for the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis indica* and *Steinernema* sp. (Rhabditida: Heterorhabditidae and Steinernematidae) to control *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in corn. *Neotropical Entomology*, 37(3): 305–311
- Gaugler R, Kaya HK. 1990. Entomopathogenic nematodes in biological control. Boca Raton: CRC Press, pp. 75–90
- Geng XZ, Xu AQ, Xie L, Wang Q. 2021. Field efficacy trials of *Metarhizium anisopliae* on controlling *Spodoptera frugiperda*. *Hubei Plant Protection*, (1): 12–13, 19 (in Chinese) [耿协洲, 许爱琼, 谢龙, 汪琴. 2021. 金龟子绿僵菌防治玉米草地贪夜蛾田间药效试验. 湖北植保, (1): 12–13, 19]
- Glazer I. 1992. Survival and efficacy of *Steinernema carpocapsae* in an exposed environment. *Biocontrol Science and Technology*, 2 (2): 101–107
- Glazer I, Klein M, Navon A, Nakache Y. 1992. Comparison of efficacy of entomopathogenic nematodes combined with antidesiccants applied by canopy sprays against three cotton pests (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 85(5): 1636–1641
- Gouge DH, Lee LL, Henneberry TJ. 1999. Effect of temperature and lepidopteran host species on entomopathogenic nematode (Nematoda: Steinernematidae, Heterorhabditidae) infection. *Environmental Entomology*, 28(5): 876–883
- Griffin CT, Boemare NE, Lewis EE. 2005. Biology and behaviour.// Grewal PS, Ehlers RU, Shapiro-Ilan DI, Nematodes as biocontrol agents. Wallingford, UK: CABI Publishing, pp. 47–64
- Guo JF, Wu SY, Zhang F, Huang CL, He KL, Babendreier D, Wang ZY. 2020. Prospects for microbial control of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: a review. *BioControl*, 65(6): 647–662
- Hazir S, Stock SP, Kaya HK, Koppenhöfer AM, Keskin N. 2001. Developmental temperature effects on five geographic isolates of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* (Nematoda: Steinernematidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 77(4): 243–250
- Jiang YY, Liu J, Xie MC, Li YH, Yang JJ, Zhang ML, Qiu K. 2019a. Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019. *Plant Protection*, 45(6): 10–19 (in Chinese) [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 李亚红, 杨俊杰, 张曼丽, 邱坤. 2019a. 2019年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测. 植物保护, 45 (6): 10–19]
- Jiang YY, Liu J, Zhu XM. 2019b. Analysis on the occurrence dynamics and future trends of *Spodoptera frugiperda* invading China. *China Plant Protection*, 39(2): 33–35 (in Chinese) [姜玉英, 刘杰, 朱晓明. 2019b. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析. 中国植保导刊, 39(2): 33–35]
- Kaya HK. 1985. Susceptibility of early larval stages of *Pseudaletia puncta* and *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) to the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* (Rhabditida: Steinernematidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 46(1): 58–62
- Kaya HK, Aguillera MM, Alumai A, Choo HY, de la Torre M, Fodor A, Ganguly S, Hazir S, Lakatos T, Pye A. 2006. Status of entomopathogenic nematodes and their symbiotic bacteria from selected countries or regions of the world. *Biological Control*, 38(1): 134–155
- Kaya HK, Hara AH. 1981. Susceptibility of various species of lepidopterous pupae to the entomogenous nematode *Neoaplectana carpocapsae*. *Journal of Nematology*, 13(3): 291–294
- Kaya HK, Hara AH, Reardon RC. 1981. Laboratory and field evaluation of *Neoaplectana carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae) against the elm leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) and the western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *The Canadian Entomologist*, 113(9): 787–793
- Leyva-Hernández HA, García-Gutierrez C, Ruiz-Vega J, Calderon-Vazquez CL, Luna-Gonzalez A, García-Salas S. 2018. Evaluation of the virulence of *Steinernema riobrave* and *Rhabditis blumi* against third instar larvae of *Spodoptera frugiperda*. *Southwestern Entomologist*, 43(1): 189–197
- Liang MR, Li ZY, Dai QX, Lu YY, Chen KW, Wang L. 2020. Virulence of four entomopathogenic nematodes on fall armyworm,

- Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Biosafety, 29(2): 82–89 (in Chinese) [梁铭荣, 李子园, 戴钎萱, 陆永跃, 陈科伟, 王磊. 2020. 4种昆虫病原线虫对草地贪夜蛾的致死作用. 生物安全学报, 29(2): 82–89]
- Liu QZ, Mracek Z, Zhang LJ, Puža V, Dong LM. 2012. Re-description of *Oscheius chongmingensis* (Zhang et al., 2008) (Nematoda: Rhabditidae) and its entomopathogenicity. Nematology, 14(2): 139–149
- Liu QZ, Solomon A, Glazer I. 2003. Desiccation survival of *Heterorhabditis*: physiological and biochemical changes following dehydration. IOBC WPRS Bulletin, 26(1): 159–164
- Liu QZ, Zhao YX, Yan YH, Wang YZ, Glazer I. 2002. Progress of applied research on entomopathogenic nematodes in biological control in China. Journal of China Agricultural University, 7(5): 65–69 (in Chinese) [刘奇志, 赵映霞, 严毓骅, 王玉柱, Glazer I. 2002. 我国昆虫病原线虫生物防治应用研究进展. 中国农业大学学报, 7(5): 65–69]
- Martinelli S, de Carvalho RA, Dourado PM, Head GP. 2017. Resistance of *Spodoptera frugiperda* to *Bacillus thuringiensis* proteins in the Western Hemisphere edition.//Fiuza LM, Polanczyk RA, Crickmore N. *Bacillus thuringiensis* and *Lysinibacillus sphaericus*. Cham: Springer, pp. 273–288
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Sousa-Silva JC, Paula-Moraes SVD, Peterson JA, Hunt TE. 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. African Entomology, 26(2): 286–300
- Poinar GO Jr. 1990. Taxonomy and biology of Steinernematidae and Heterorhabditidae.//Gaugler R, Kaya HK, Entomopathogenic nematodes in biological control, Boca Raton, USA: CRC Press, pp. 23–61
- Qian XJ, Zhang SP, Xie P, Liu CZ. 2019. Effects of UV-B radiation on entomopathogenic nematode survival and pathogenicity. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 27(6): 836–844 (in Chinese) [钱秀娟, 张世鹏, 谢攀, 刘长仲. 2019. 紫外辐射对9个昆虫病原线虫品系存活率和致病力的影响. 中国生态农业学报, 27(6): 836–844]
- National Agricultural Technology Extension and Service Center. 2019. Investigation and surveillance should be carried out immediately for the noctuid moth, a major pest in grassland, which has invaded all parts of Yunnan Province. https://www.natesc.org.cn/Html/2019_01_29/28092_151760_2019_01_29_457209.html (in Chinese) [全国农业技术推广服务中心. 2019. 重大害虫草地贪夜蛾已侵入云南各地要立即开展调查监测. https://www.natesc.org.cn/Html/2019_01_29/28092_151760_2019_01_29_457209.html]
- Richter AR, Fuxa JR. 1990. Effect of *Steinernema feltiae* on *Spodoptera frugiperda* and *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in corn. Journal of Economic Entomology, 83(4): 1286–1291
- Ruiz-Nájera RE, Ruiz-Estudillo RA, Sánchez-Yáñez JM, Molina-Ochoa J, Skoda SR, Coutiño-Ruiz R, Pinto-Ruiz R, Guevara-Hernández F, Foster JE. 2013. Occurrence of entomopathogenic fungi and parasitic nematodes on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae collected in central Chiapas, Mexico. Florida Entomologist, 96(2): 498–503
- Sánchez J, Valle J, Pérez E, Neira M, Calderón C. 2019. Biological control of *Spodoptera frugiperda* in *Zea mays* culture: use of entomopathogenic nematodes. Scientia Agropecuaria, 10(4): 551–557
- Shapiro-Ilan DI, Cate JR, Pena J, Hunsberger A, McCoy CW. 1999. Effects of temperature and host age on suppression of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) by entomopathogenic nematodes. Journal of Economic Entomology, 92(5): 1086–1092
- Shi WP. 2020. How greedy are the fall armyworm? Journal of Plant Protection, 47(4): 687–691 (in Chinese) [石旺鹏. 2020. 草地贪夜蛾到底有多“贪”. 植物保护学报, 47(4): 687–691]
- Siebert MW, Babcock JM, Nolting S, Santos AC, Adamczyk JJ, Neese PA, King JE, Jenkins JN, McCarty J, Lorenz GM. 2008. Efficacy of Cry1F insecticidal protein in maize and cotton for control of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). Florida Entomologist, 91(4): 555–565
- Sparks AN. 1979. A review of the biology of the fall armyworm. Florida Entomologist, 62(2): 82
- Tang P, Wang ZZ, Wu Q, Liu YQ, Shi M, Huang JH, Chen XX. 2019. The natural enemies of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their application in biological control programs. Chinese Journal of Applied Entomology, 56(3): 370–381 (in Chinese) [唐璞, 王知知, 吴琼, 刘银泉, 时敏, 黄健华, 陈学新. 2019. 草地贪夜蛾的天敌资源及其生物防治中的应用. 应用昆虫学报, 56(3): 370–381]
- Wang L, Chen KW, Zhong GH, Xian JD, He XF, Lu YY. 2019. Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith). Journal of Environmental Entomology, 41(3): 479–487 (in Chinese) [王磊, 陈科伟, 钟国华, 洪继东, 何晓芳, 陆永跃. 2019. 重大害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨. 环境昆虫学报, 41(3): 479–487]
- Wei HY, Li F, Wu DL. 2000. Factors Affecting efficacy of entomopathogenic nematodes in fields. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 22(3): 334–340 (in Chinese) [魏洪义, 李峰, 吴德龙. 2000. 影响昆虫病原线虫田间应用效果的有关因子. 江西农业大学学报, 22(3): 334–340]
- Wraight SP, Ramos ME, Avery PB, Jaronski ST, Vandenberg JD. 2010. Comparative virulence of *Beauveria bassiana* isolates against lepidopteran pests of vegetable crops. Journal of Invertebrate Pathology, 103(3): 186–199
- Wu KM. 2020. Management strategies of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in China. Plant Protection, 46(2): 1–5 (in Chinese) [吴孔明. 2020. 中国草地贪夜蛾的防控策略. 植物保护, 46(2): 1–5]
- Wu QL, Jiang YY, Wu KM. 2019. Analysis of migration routes of the

- fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China. Plant Protection, 45(2): 1–6, 18 (in Chinese) [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 2019. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1–6, 18]
- Yan X, Gu XH, Han RC. 2019. Research advances in using entomopathogenic nematodes to control the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Journal of Environmental Entomology, 41(4): 695–700 (in Chinese) [颜珣, 谷星慧, 韩日畴. 2019. 昆虫病原线虫防治草地贪夜蛾的研究进展. 环境昆虫学报, 41(4): 695–700]
- Yang P, Li SC. 1988. Effect of temperature on the development and infectivity of entomopathogenic nematodes. Entomological Knowledge, 25(5): 300–302 (in Chinese) [杨平, 李素春. 1988. 温度对昆虫病原线虫发育和感染力的影响. 昆虫知识, 25(5): 300–302]
- Yang JQ, Li F, Chen JH, Chen QJ, Zhang YZ, He RB. 2000. Infectivity of entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* against black cutworm. Journal of Fujian Agricultural University, 29(2): 201–205 (in Chinese) [杨建全, 李芳, 陈家骅, 陈乾锦, 张玉珍, 何榕宾. 2000. 小卷蛾斯氏线虫对小地老虎的侵染性试验. 福建农业大学学报, 29(2): 201–205]
- Zamora R, Markelyn J. 2019. Caracterización de aislados nativos de nemátodos entomopatógenos y uso potencial contra *Spodoptera frugiperda*. Diss Universidad Nacional Agraria, <https://repositorio.una.edu.ni/3830/>
- Zenner ANRL, O'Callaghan KM, Griffin CT. 2014. Lethal fighting in nematodes is dependent on developmental pathway: male-male fighting in the entomopathogenic nematode *Steinernema longicaudum*. PLoS ONE, 9(2): e89385
- Zhang DD, Wu KM. 2019. The bioassay of Chinese domestic Bt-Cry1Ab and Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa) maize against the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Plant Protection, 45(4): 54–60 (in Chinese) [张丹丹, 吴孔明. 2019. 国产 Bt-Cry1Ab 和 Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa)玉米对草地贪夜蛾的抗性测定. 植物保护, 45(4): 54–60]
- Zhang JG, Qi YH, Ma J, Liu CZ, Chen SL. 2008. Specialization of entomopathogenic nematode *Steinernema* spp. and their mutualistic *Xenorhabdus* spp. Chinese Journal of Biological Control, 24(2): 128–133 (in Chinese) [张军鸽, 漆永红, 马娟, 刘长仲, 陈书龙. 2008. 三种斯氏线虫与其共生细菌之间的专化性. 中国生物防治, 24(2): 128–133]
- Zhang L, Jin MH, Zhang DD, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT. 2019. Molecular identification of invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province. Plant Protection, 45(2): 19–24, 56 (in Chinese) [张磊, 靳明辉, 张丹丹, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛. 2019. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定. 植物保护, 45(2): 19–24, 56]

(责任编辑:王璇)