

专 论 与 综 述

Reviews

入侵昆虫基因组研究进展

黄 聪^{1,3}, 李有志¹, 杨念婉², 武 强², 邢龙生³,
钱万强³, 席 羽³, 李 飞⁴, 万方浩^{1,2,3*}

(1. 湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128; 2. 中国农业科学院植物保护研究所,
植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; 3. 中国农业科学院深圳农业基因组研究所,
深圳 518120; 4. 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058)

摘要 随着全球贸易的加速发展,入侵物种对农林业、生态环境及人类健康的威胁日益严重。基因组学研究为阐明外来有害生物入侵的分子机制与生态适应性过程以及研发新型防控技术提供了新手段、新平台与大数据。本文综述了入侵昆虫基因组学研究的发展现状,系统总结了基因/基因家族、转座子/重复序列等基因组信息在决定昆虫入侵性中的重要作用,着力探讨了基因组学研究在助力害虫 RNAi、昆虫不育技术(SIT)、化学生态防治和物理防治等防控新技术/新产品开发方面的潜力,并展望了基因组学研究应用于入侵昆虫综合防控的前景。

关键词 入侵昆虫; 基因组; 入侵性

中图分类号: Q 963 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019050

Progresses in invasive insect genomics

HUANG Cong^{1,3}, LI Youzhi¹, YANG Nianwan², WU Qiang², XING Longsheng³,
QIAN Wanqiang³, XI Yu³, LI Fei⁴, WAN Fanghao^{1,2,3*}

(1. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;
2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. Agricultural Genomics Institute at
Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, China;
4. Institute of Insect Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract With the accelerated development of global trade, invasive species seriously threaten agriculture, forestry, ecological environment and human health. Genomic study provides novel tools, platforms and big data for elucidating the molecular mechanisms and ecological adaptation of the invasive alien species (IAS), and developing new prevention and control technologies. We reviewed the status of invasive insect genomic study, systematically summarized the important roles of genes, gene families, transposons and repetitive sequences in determining insect invasiveness. We also analyzed the potential of genomic study in facilitating the development of novel pest control technologies or products such as RNAi, sterile insect technique (SIT), chemical ecology and physical methods, and envisioned the prospect of the application of genomic study for the integrated management of invasive pests.

Key words invasive insect; genome; invasiveness

外来入侵物种(invasive alien species, IAS)是指分布在原产地以外、建立了能够自我维持的种群并对当地的经济、生态和社会安全造成威胁的物

种^[1]。在过去的 200 年间,全球外来入侵物种数量持续增长;尤其近 50 年来,随着全球贸易的加速发展,外来物种入侵的增长越发加剧,全球 16 926 个

收稿日期: 2019-01-29 修订日期: 2019-03-13

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC1201200, 2017YFC1200600, 2016YFC1200602);深圳市科技计划项目基础研究(JCYJ20160530191934833);大鹏新区产业发展专项资金(KY20180215)

* 通信作者 E-mail: wanfanghao@caas.cn

新增外来物种中有超过三分之一 (37%) 发生在 1970 年—2014 年间^[2]。此外,对全球首次记录的外来物种风险评估发现,其中约 16% 的物种具有一定的入侵潜力^[3],一旦被有意或无意地引入原产地以外的生境,不仅会危及当地经济和生态,也会威胁到人类健康、食物资源以及国家安全^[4]。昆虫是世界上种类最多的动物群体,占有生物种类 50% 以上,因此,外来入侵昆虫对人类造成的危害十分严重,据统计,每年由于外来入侵昆虫导致的全球经济和人类健康损失分别超过 700 亿美元和 69 亿美元^[5]。作为世界上最大的两个经济体,中国和美国是遭受外来入侵生物威胁最严重的两个国家,年度经济损失分别达到 189 亿和 400 亿美元^[4,6]。

明确入侵机制有利于高效预警、拦截和治理外来入侵昆虫。基因组学技术的迅速发展为深入挖掘入侵昆虫的入侵途径和适应性机制带来了契机,科学家们正试图利用组学数据来研究入侵生物学^[7-9]。基因组包含生物体的全部遗传信息,一切与入侵分子机制相关的遗传密码均贮藏在基因组中,通过对入侵生物进行基因组测序和重测序,深入挖掘分析组学数据有利于解密入侵物种入侵的分子基础、遗传机制和进化过程。本文对目前已完成基因组测序的入侵昆虫进行了梳理,分析了入侵昆虫基因组测序进展,总结了利用基因组测序技术揭示昆虫入侵分子机制的研究思路,以及探讨了基因组研究在害虫防控新技术/新产品开发中的推动作用。

1 入侵昆虫基因组测序现状

1.1 入侵昆虫基因组测序及动态

组学技术的发展极大地促进了昆虫学的研究,随着测序技术的不断革新,近年来越来越多的昆虫基因组被测序,据统计,2016 年 12 月底之前已完成基因组拼接的昆虫 215 种^[10],而 2017 年 12 月增至近 260 种^[11],截至 2018 年 12 月,NCBI 中已有 331 个完整拼接的昆虫基因组,其中入侵昆虫 67 种 (20.2%) (图 1,表 1)。入侵昆虫鉴定参考中国外来入侵物种数据库 (<http://www.chinaias.cn/wj-Part/index.aspx>)、GBIF (<http://data.gbif.org>)、CABI (www.cabi.org/isc) 和 IOBIS (<http://www.iobis.org/>) 等数据库。

分析 67 种入侵昆虫基因组提交至 NCBI 的时间动态可以看出,2011 年以前入侵昆虫基因组测序

进展缓慢,每年新增入侵昆虫基因组数目基本为 1 个,这与整个昆虫基因组测序动态基本一致^[10],2011 年以后随着测序技术的革新,完成基因组测序的入侵昆虫数量有了大幅增长,到 2015 年达到顶峰,新提交 14 个入侵昆虫基因组数据,随后,入侵昆虫基因组测序进展速度放慢,每年新增 7~10 个 (图 1a)。

已完成基因组测序的入侵昆虫涵盖了 8 个目,包括蜚蠊目 Blattodea,鞘翅目 Coleoptera,双翅目 Diptera,半翅目 Hemiptera,膜翅目 Hymenoptera,鳞翅目 Lepidoptera,竹节虫目 Phasmatodea 和缨翅目 Thysanoptera;但主要集中在昆虫 5 大目中,其中双翅目包含入侵物种最多,占已测序入侵物种总数的 28.4%,其次是半翅目、膜翅目、鳞翅目和鞘翅目,分别占 20.9%、19.4%、14.9%和 10.4%,其余 3 个目中入侵物种总数仅占 6.0% (图 1b)。

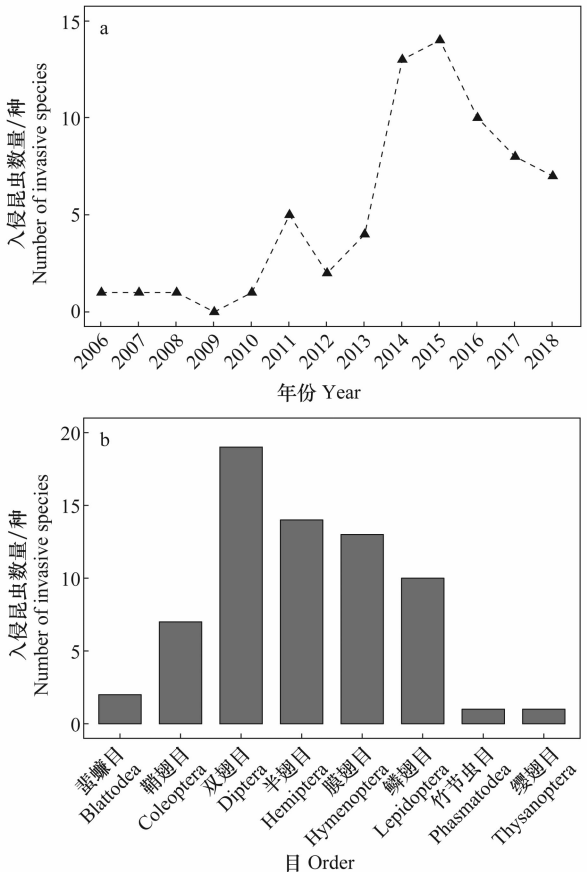


图 1 已完成拼接的入侵昆虫基因组统计
Fig. 1 The statistics of the assembled genomes of invasive insects

1.2 入侵昆虫基因组质量评估

基因组质量取决于测序物种基因组大小、杂合度、GC 含量和重复率等基因组复杂度,以及所采用的测序技术,在已测序的入侵昆虫中,基因组质量差异

悬殊 (scaffold N₅₀: 2. 21 kb~409. 78 Mb) (表 1), 一些质量极低的基因组可能是由于其基因组复杂度太高, 无法组装出高质量的基因组, 如两角竹节虫 *Medauroidea extradentata* (scaffold N₅₀: 43. 05 kb) 基因组测序所用雌成虫采自野外, 未经纯化培养, 其基因组杂合度较高; 双翅目入侵昆虫中基因组 scaffold N₅₀ 低于 100 kb 的 8 个物种中, 三叶草斑潜蝇 *Liriomyza trifolii*、沼泽大蚊 *Tipula oleracea*、黑水虻 *Hermetia illucens*、毛蠓 *Clogmia albipunctata* 和昆士兰实蝇 *Bactrocera tryoni* 等 5 个入侵昆虫均具有偏低的 GC 含量 (20. 8%~31. 9%)。对已有的入侵昆虫基因组质量分析发现, 膜翅目中的入侵昆虫基因组质量普遍较高 (scaffold N₅₀: 317. 68 kb~18. 35 Mb), 可能与其基因组大小变异小 (162. 25~398. 99 Mb, 平均 251. 58 Mb), 基因组复杂度低有关 (表 1)。随着测序技术的快速发展以及基因组学分析技术的革新, 组装出的基因组质量越来越高, 如埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 基因组经过几次测序技术和组装技术的提升, 其基因组 scaffold N₅₀ 从最初的 4. 52 kb 提升至 409. 78 Mb (Hi-C 等多种策略辅助组装)^[12]。

1.3 入侵昆虫基因组文章

目前仅公开发表了 46 篇入侵昆虫基因组文章,

涉及 37 种入侵昆虫, 仍有 44. 8% 已完成基因组测序的入侵昆虫的基因组文章尚未发表 (表 1), 一方面可能是由于基因组文章的发表本身滞后于基因组测序进度, 另一方面, 相比于非入侵物种, 入侵物种为适应新环境而具有更快的进化速率, 导致一些物种基因组复杂度增加^[13], 组装出的基因组质量较差, 无法进行深入挖掘分析。纵观已发表的入侵昆虫基因组文章发现, 早期由于测序技术的限制, 入侵昆虫基因组文章主要集中在基因组测序、数据获得和初步分析等提供基因组数据层面。随着测序技术的革新, 基因组学分析技术越来越完善, 一系列组学分析技术如比较基因组学、全基因组关联分析、群体遗传学分析和多组学联合分析等得到充分利用, 为深入挖掘基因组学数据提供了强有力支撑, 促使基因组研究更多地关注于揭示入侵昆虫重要生物学特性的分子机制。期间, 取得了一系列重大成果, 如对灰黑心结蚁 *Cardiocondyla obscurior* 基因组数据的深入分析, 揭示了困扰入侵生物学家几十年的入侵生物学悖论“奠基者效应”的分子机制^[14]; 对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 基因组学数据挖掘分析, 找到了可能与其多食性和抗药性相关的基因^[15], 尤其是通过多组学分析技术证实了棉铃虫抗药性的分子机制^[16-17]。

表 1 已发表的入侵昆虫基因组
Table 1 Published genomes of invasive insects

目 Order	中文名称 Chinese name	拉丁名 Scientific name	Scaffold N ₅₀ /kb	基因组 大小/Mb Total length	基因数目/个 Gene number	基因组文章 Genome publication	
						期刊 Journal	发表年份 Year
蜚蠊目 Blattodea	德国小蠊	<i>Blattella germanica</i>	1 056. 07	2 037. 20	29 216	Nature Ecology & Evolution	2018
	内华达古白蚁	<i>Zootermopsis nevadensis</i>	751. 11	485. 02	14 610		
	小蜂窠甲虫	<i>Aethina tumida</i>	298. 88	234. 34	14 076	GigaScience	2018
	白蜡窄吉丁	<i>Agrilus planipennis</i>	1 113. 42	353. 07	11 605		
	光肩星天牛	<i>Anoplophora glabripennis</i>	678. 23	706. 97	13 907	Genome Biology	2016
	玉米根萤叶甲	<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>	489. 11	2 418. 07	NA		
	异色瓢虫	<i>Harmonia axyridis</i>	1 616. 39	422. 83	NA	Current Biology	2018
	咖啡果小蠹	<i>Hypothenemus hampei</i>	39. 21	151. 27	NA	Scientific Reports	2015
	马铃薯甲虫	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	414. 17	1 170. 24	14 000	Scientific Reports	2018
	埃及伊蚊	<i>Aedes aegypti</i>	409 777. 67	1 278. 73	15 796	Science	2007
双翅目 Diptera						bioRxiv	2017
						Science	2017
						Nature	2018
	白纹伊蚊	<i>Aedes albopictus</i>	3 303. 94	2 247. 31	17 535	Proceedings of the National Academy of Sciences	2015
						Pathogens and Global Health	2015
						GigaScience	2018
						G3: Genes Genomes Genetics	2017
	瓜实蝇	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	1 399. 02	374. 82	12 655		
	橘小实蝇	<i>Bactrocera dorsalis</i>	1 206. 00	414. 98	12 415		
	辣椒实蝇	<i>Bactrocera latifrons</i>	974. 43	462. 51	12 759		
	橄榄果实蝇	<i>Bactrocera oleae</i>	139. 57	471. 78	13 211		
	昆士兰实蝇	<i>Bactrocera tryoni</i>	69. 55	519. 01	NA	BMC Genomics	2014

续表 1 Table 1(Continued)

目 Order	中文名称 Chinese name	拉丁名 Scientific name	Scaffold N ₅₀ /kb	基因组 大小/Mb Total length	基因数目/个 Gene number	基因组文章 Genome publication	
						期刊 Journal	发表年份 Year
双翅目 Diptera	地中海实蝇	<i>Ceratitis capitata</i>	4 118.35	479.05	12 287	Genome Biology	2016
	毛蠓	<i>Clogmia albipunctata</i>	13.08	256.25	NA		
	致倦库蚊	<i>Culex quinquefasciatus</i>	486.76	579.04	18 965	Science	2010
	一种果蝇	<i>Drosophila nasuta</i>	5.69	137.22	NA		
	一种果蝇	<i>Drosophila subobscura</i>	91.13	117.29	NA		
	樱桃果蝇	<i>Drosophila suzukii</i>	388.97	232.92	16 335	G3: Genes Genomes Genetics	2013
	黑水虻	<i>Hermetia illucens</i>	3.53	890.46	NA		
	三叶草斑潜蝇	<i>Liriomyza trifolii</i>	2.21	69.70	NA		
	黑森瘿蚊	<i>Mayetiola destructor</i>	756.04	185.83	22 024	BMC Genomics	2013
						Current Biology	2015
	一种果蝇	<i>Scaptomyza flava</i>	112.95	214.84	NA		
	沼泽大蚊	<i>Tipula oleracea</i>	3.39	541.70	NA		
	非洲无花果果蝇	<i>Zaprionus indianus</i>	4.86	123.67	NA		
	豌豆蚜	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	518.55	541.69	18 611	PLoS Biology	2010
	大豆蚜	<i>Aphis glycines</i>	174.51	302.92	19 182	Insect Biochemistry and Molecular Biology	2017
半翅目 Hemiptera	烟粉虱	<i>Bemisia tabaci</i>	3 232.96	615.02	13 914	BMC Biology	2016
						GigaScience	2017
	温带臭虫	<i>Cimex lectularius</i>	7 172.60	650.48	12 656	Nature Communications	2016
	柑橘木虱	<i>Diaphorina citri</i>	109.90	485.71	20 082		
	麦双尾蚜	<i>Diuraphis noxia</i>	397.77	395.07	12 390	BMC Genomics	2015
						Standards in Genomic Sciences	2017
	大豆褐蝽	<i>Euschistus heros</i>	2 463.42	1 325.16	NA		
	热带弗氏粉蚧	<i>Ferrisia virgata</i>	25.37	304.57	NA		
	茶翅蝽	<i>Halyomorpha halys</i>	802.42	1 150.11	14 501		
	草翅叶蝉	<i>Homalodisca vitripennis</i>	915.38	2 246.37	NA		
	木槿曼粉蚧	<i>Maconellicoccus hirsutus</i>	50.28	189.24	NA		
	桃蚜	<i>Myzus persicae</i>	435.78	347.31	15 006	Genome Biology	2017
	木瓜粉蚧	<i>Paracoccus marginatus</i>	6.54	191.21	NA		
	长尾粉蚧	<i>Pseudococcus longispinus</i>	9.89	284.99	NA		
	中华蜜蜂	<i>Apis cerana</i>	1 421.63	228.33	10 621		
膜翅目 Hymenoptera	小蜜蜂	<i>Apis florea</i>	2 863.24	230.49	10 876		
	意大利蜜蜂	<i>Apis mellifera</i>	13 619.45	225.25	10 740	Nature	2006
						Genome Biology	2007
						Genomics Data	2015
	欧洲熊蜂	<i>Bombus terrestris</i>	3 506.79	248.65	10 581	Genome Biology	2015
	灰黑心结蚁	<i>Cardiocondyla obscurior</i>	3 105.81	177.89	17 552	Nature Communications	2014
	麦茎蜂	<i>Cephus cinctus</i>	622.16	162.25	11 223	bioRxiv	2018
	阿根廷蚁	<i>Linepithema humile</i>	1 402.26	219.50	11 610	Proceedings of the National Academy of Sciences	2011
	小黄家蚁	<i>Monomorium pharaonis</i>	18 352.40	340.36	12 648		
	毕氏粗角蚁	<i>Ooceraea biroi</i>	16 888.28	223.88	11 614	Current Biology	2014
	造纸胡蜂	<i>Polistes dominula</i>	1 625.59	208.03	10 179	Molecular Ecology	2016
	细伪切叶蚁	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	317.68	282.78	11 572	Nature Communications	2016
	红火蚁	<i>Solenopsis invicta</i>	621.04	398.99	16 513	Proceedings of the National Academy of Sciences	2011
	小火蚁	<i>Wasmannia auropunctata</i>	1 175.37	324.12	13 668		
鳞翅目 Lepidoptera	脐橙螟蛾	<i>Amyelois transitella</i>	1 586.98	406.47	13 520		
	苹果蠹蛾	<i>Cydia pomonella</i>	11 013.20	836.71	NA		
	棉铃虫	<i>Helicoverpa armigera</i>	1 000.41	337.09	17 086	BMC Biology	2017
	美洲棉铃虫	<i>Helicoverpa zea</i>	201.48	341.15	15 200	BMC Biology	2017
	美国白蛾	<i>Hyphantria cunea</i>	1 126.41	510.51	15 799	Nature Ecology & Evolution	2018
	冬尺蠖	<i>Operophtera brumata</i>	65.63	638.21	16 912		
	菜粉蝶	<i>Pieris rapae</i>	617.30	245.89	12 484	F1000Research	2016
	小菜蛾	<i>Plutella xylostella</i>	737.18	393.47	18 119	Nature Genetics	2013
	草地贪夜蛾	<i>Spodoptera frugiperda</i>	601.13	514.23	NA	Genomics	2014
	斜纹夜蛾	<i>Spodoptera litura</i>	915.47	438.96	16 182	Nature Ecology & Evolution	2017
竹节虫目 Phasmatodea	两角竹节虫	<i>Medauroidea extradentata</i>	43.05	2 593.36	NA	G3: Genes Genomes Genetics	2018
缨翅目 Thysanoptera	西花蓟马	<i>Frankliniella occidentalis</i>	948.89	415.78	23 356		

2 基因组数据揭示昆虫入侵机制

外来物种之所以能够成为入侵者,严重危害当地生态环境与人类健康,除了有一些外部因素的促进作用外,主要与其自身具有的强大优势有关,包括形态、生理、生态、遗传、行为和进化等方面的优势,使其在环境适应、资源获取和种群扩张等方面优于非入侵种,即“内在优势假说”^[18]。在入侵物种进入新环境之后,受到新环境压力的选择作用,遗传结构会发生改变,表现在生长发育和繁殖等朝着有利于提高种群适应性的方向改变,称之为“竞争力增强进化假说”^[19]。两种入侵假说均体现了入侵物种自身超强的生物学特性,对基因组的分析有望揭示两种假说的内在机制,研究发现基因组层面的特征与外来物种的超强生物学特性相关,包括基因结构变异、基因家族扩张、物种特异性基因家族、转座子和非编码 RNA 等。

2.1 基因或基因家族与昆虫入侵性

生物的表型特征主要是由自身的基因型决定的,基因或基因家族的变化会引起生物学特性的改变^[20],昆虫在受到自然选择压时,基因组中的基因会发生拷贝或缺失等适应性进化来应对环境压力^[21-22]。研究表明昆虫入侵性与基因家族的扩张有关,基因家族扩张或种系特异性基因家族扩张促使入侵物种在寄主定位、求偶交配、繁殖、食性和抗药性等方面能力增强,促进其入侵性^[23]。

化学农药抗性在一些入侵昆虫中表现得尤为突出^[24],通过基因组分析,部分入侵昆虫抗药性分子机制已被阐明。研究证明解毒代谢相关的基因家族扩张是昆虫产生抗药性的分子机制,如棉铃虫 P450 基因家族中 CYP6AE 基因簇与棉铃虫抗药性相关^[16]。基因组分析发现多数入侵昆虫基因组中这类参与解毒代谢相关的基因家族发生了扩张,如地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 基因组中 P450s 基因家族中的 CYP6A, CYP6G 和 CYP6D 亚家族发生了扩张^[25]; MED 型和 MEAM1 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 基因组中 P450 和 UGTs 与其他刺吸式口器昆虫相比均发生了扩张^[26-27];棉铃虫基因组中 P450 和 GST 基因家族与家蚕 *Bombyx mori* 和烟草天蛾 *Manduca sexta* 相比发生了扩张;阿根廷蚁 *Linepithema humile* P450 基因家族中 CYP3 亚家族发生扩张^[28];白纹伊蚊 *Aedes albopictus* 基因组中 P450s 和 ABC 转运蛋白家族发生了扩张^[29];斜纹夜蛾

Spodoptera litura 基因组中 P450s、羧酸酯酶和 GSTs 等基因家族均发生了扩张^[30];光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 基因组中 P450s (CYP4 和 CYP6)、UGTs 和 B 类型的羧酸酯酶基因家族发生显著扩张^[31]。此外,基因突变也能导致入侵昆虫产生抗药性,如 Jin 等^[17]利用全基因组关联分析和 CRISPR/Cas9 基因编辑技术,从正向和反向遗传学角度证明了棉铃虫 *HaTSPAN1* 基因 T92C 点突变与 Bt 显性抗性之间的因果关系。

入侵昆虫在长期与寄主植物互作过程中,为扩大寄主范围及适应多样化的寄主,基因组中与寄主定位、化合物识别、食物消化和解毒代谢相关的基因家族发生了扩张,甚至进化出种系特异的基因家族。红火蚁 *Solenopsis invicta* 和阿根廷蚁是两种杂食性入侵昆虫,与近缘非入侵蚂蚁比较发现入侵蚂蚁具有更强的气味识别和侦测能力^[32],这得益于它们基因组中气味受体的大量拷贝,如红火蚁基因组中拥有超过 400 个气味受体,阿根廷蚁基因组中气味受体也多达 367 个。由于寄主多样性,多食性的入侵昆虫通常具有发达的味觉感受系统以识别不同寄主植物的化合物成分,如多食性的棉铃虫、斜纹夜蛾和美国白蛾 *Hyphantria cunea* 基因组中味觉受体 (GR) 发生大量扩张,分别为 213、237 和 147 个 GRs,远高于单食性和寡食性昆虫的 45 ~ 76 个^[33-36]。值得注意的是,与抗药性相关的解毒代谢类基因家族也被认为与一些入侵昆虫的寄主适应性和多食性有关,如棉铃虫、烟粉虱和斜纹夜蛾基因组中与解毒代谢相关的基因家族(如 P450s、UGTs、GSTs 和羧酸酯酶等)的扩张^[15,26,30]。多食性的入侵昆虫取食寄主植物后,为了消化各类寄主植物,与消化相关的基因家族也发生了特异性扩张,如棉铃虫基因组中与食物消化相关的丝氨酸蛋白酶(主要是胰蛋白酶和胰凝乳蛋白酶)基因家族发生了显著扩张;光肩星天牛和两角竹节虫基因组中与编码降解植物细胞壁的相关酶的基因家族发生扩张^[31,37];美国白蛾基因组中参与碳水化合物代谢通路相关的基因家族发生了扩张^[38]。

2.2 转座子/重复序列与昆虫入侵性

转座子是真核生物基因组进化的主要驱动力^[39],许多物种在不利环境下的适应性进化都离不开转座子的作用^[40-41],在进化压力胁迫下转座子活性可引起物种基因组大小改变^[42-43]、物种分化^[44]、

基因复制^[45]和新基因产生^[46]等,以适应各种进化压力。研究表明由转座子导致的入侵物种基因组大小的改变、基因组结构的变化等可引起入侵种的快速适应性进化^[47-49]。即入侵物种进入新环境后往往由少数遗传多样性很低的建群种迅速扩张种群,即“奠基者效应”,但遗传多样性低的建群种如何迅速适应新环境并扩散分布,一直以来困扰着入侵生物学者。对转座子的研究表明,新环境压力诱导的转座子活性会改变基因的作用,促进结构变异,进而产生迅速适应新环境的特性^[50]。

昆虫基因组中也存在大量的转座子^[51],可以引起基因组大小进化^[52],或调节昆虫寿命^[53]。近期研究成果表明转座子在入侵昆虫入侵性中也起着重要作用,能够促进入侵昆虫的适应性进化。通过基因组测序发现入侵蚂蚁黑心结蚁基因组在已测序蚁科昆虫中属于最小的,其基因组中含有 7.18% 的转座子,但集中在高密度的转座子岛中,转座子岛表现出更高的进化速率和序列多样性,该岛中的基因较非转座子岛区域的基因拷贝数变异发生更普遍,具有更高的进化速率,如与幼虫发育、抗药性、繁殖和化学感受相关的基因变异有助于对新环境的适应,促进入侵的奠基者种群迅速扩张^[14]。在蚊科中,广泛分布的入侵种白纹伊蚊拥有目前已知蚊科昆虫中最大的基因组,主要原因是其基因组含有 68% 的重复序列,其转座子含量是本地限制性分布种冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 的 10 倍,这种高含量的转座子被认为与其入侵性有关^[29]。随后的研究也证实了这一猜想,研究人员为了揭示白纹伊蚊同时适应温带和热带气候环境的生态可塑性机制,对 140 个来自越南本地种和欧洲入侵种的白纹伊蚊雌成虫进行高通量测序,分析发现生活在温带气候的欧洲种群具有更高的转座子插入频率,是入侵后的适应性进化的结果,对这些高频率转座子插入区域的基因分析发现与滞育、磷脂和保幼激素代谢通路相关的基因可能与入侵种对温度的适应性进化相关^[54]。

3 基因组研究助力害虫防控新技术/新产品开发

通过分析基因组数据可以获得入侵昆虫的全部遗传信息,挖掘与其重要生物学特性相关的基因,进而揭示其入侵性的分子机制。目前,化学农药仍然是害虫防治最主要的手段,如前所述,入侵昆虫往往

具有很强的适应性进化能力,迅速产生抗药性,因此,开发新型绿色安全的害虫防治新途径尤为重要。

3.1 基因组研究助力 RNAi 防治技术

利用 RNAi 技术控制害虫被证明是一项行之有效的办法,具有广阔的应用前景^[55-57]。研究表明将双链 RNAs (dsRNAs) 加入到入侵昆虫玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 人工饲料中可显著引起幼虫发育畸形和死亡^[56],近期研究结果也表明,转基因马铃薯(干扰马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 蜕皮相关的蜕皮激素受体基因)对马铃薯甲虫具有明显的抗性,可显著减少马铃薯甲虫造成的危害^[58]。目前,玉米根萤叶甲和马铃薯甲虫基因组均已测序和拼接完成,通过基因组分析,我们可以鉴定出更多可用于 RNAi 的靶基因,开发针对入侵昆虫的绿色安全防治技术。值得注意的是,马铃薯甲虫基因组文章中已发现更多的可用于 RNAi 的靶基因^[59],黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 基因组分析也鉴定出一些具有潜在利用价值的 RNAi 靶基因^[60],相信在不久的将来, RNAi 技术防治入侵害虫必定会取得巨大的成功。

3.2 基因组研究助力 SIT 防治技术

不育昆虫释放技术 (sterile insect technique, SIT) 是一种环境友好型和可持续的害虫防控技术。该技术包括两个难题,一是如何快速、准确地获得单一雄虫,二是如何导致雄虫不育。昆虫转基因技术和基因编辑技术(如 CRISPR/Cas9)为 SIT 技术的改进提供了契机。利用转基因技术可对害虫基因组进行遗传修饰,获得单一雄虫^[61],如通过与受四环素调控的 tet-off 基因表达系统构建地中海实蝇雌性特异致死系统可实现雌性特异的早期发育致死^[62],基因组研究为该技术提供了更多的候选致死基因,如通过基因组分析,研究人员鉴定出地中海实蝇基因组中的 RHG 促细胞凋亡基因 (*reaper*、*hid* 和 *grim*) 等致死基因,可用于指导该技术的应用^[25]。此外,实蝇类害虫 SIT 技术中也常用遗传突变的白蛹来区分雌雄虫^[63-64],然而利用遗传学方法获得突变的白蛹品系效率低、耗时长,其遗传分子机制尚不清楚,基因组学研究为解决这一科学问题提供了技术支持,如研究人员通过基因组测序组装获得高质量的染色体级别的瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae* 基因组,分析表明导致白蛹的突变位点位于 3 号染色体的 42 Mb 位置附近,结果对于指导其他物种获取

类似的突变品系具有重大意义^[65]。

传统的 SIT 技术通过使用高能射线(如⁶⁰Co- γ 射线)辐照昆虫导致其不育,但这种方法不能保证 100% 昆虫不育,同时可能对昆虫产生不利影响。美国加州大学圣迭戈分校研究人员开发出 pgSIT (precision guided SIT), 利用基因编辑技术 (CRISPR/Cas9) 改变控制昆虫性别和生育能力的关键基因(如 β Tub, *dsx*, *tra*, 和 *sxl*), 使虫卵孵化出的雄性昆虫 100% 不育,而且也避免了辐照方法导致的不育虫活力下降问题^[66]。通过比较基因组学分析,研究人员可以获得更多的此类靶基因,如通过基因组分析,研究人员从地中海实蝇基因组中鉴定出大量与性别决定、性连锁和性别特异基因,这些基因均具有开发 pgSIT 技术的潜力^[25]。

3.3 基因组研究助力化学生态防治技术

利用化学生态学指导害虫防治具有重要意义,利用基因组学分析有助于揭示入侵昆虫化学感受相关的分子机制,从而可开发高效环保的害虫防治方法,如研究人员利用比较基因组学和体外功能验证等方法揭示了入侵蚜虫豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 嗅觉受体 (OR5) 是感受报警信息素的关键受体,通过干扰或激活 OR5 基因的表达均能够扰乱其正常行为,对于开发新型昆虫行为调节剂具有重要意义^[67]。反向化学生态学是近年来提出的一种新概念,以化学感受基因为靶标基因进行高通量筛选,获得潜在的害虫行为调控剂,在害虫防治中具有广泛的应用前景,该方法已应用于部分入侵昆虫化学信息素筛选中^[68-69],随着越来越多的入侵昆虫基因组被测序,通过基因组分析,研究人员可以鉴定出入侵物种中全部化学感受相关基因,利用反向化学生态学,可快速挖掘出更多的引诱剂。

3.4 基因组研究助力物理防治技术

物理防治是害虫综合治理中的一种重要防治方法,通过基因组分析也可助力害虫物理防治方法的研究,如研究人员通过基因组分析鉴定出地中海实蝇基因组中对光谱敏感的视蛋白 *opsins* 基因,同时发现对蓝光敏感的视蛋白基因在地中海实蝇基因组中缺失,这些结果可用于指导最佳陷阱颜色的选择^[25]。

综上,随着测序成本的逐步降低,越来越多的农林害虫包括入侵昆虫将被测序,融合生物信息学(基因组学、蛋白质组学和代谢组学等)、分子生物学(包括 RNAi、转基因和基因编辑等技术)、化学生态学

和昆虫行为学等交叉学科,研究并开发出新型的害虫防控新策略和新技术,与部分传统防治技术相结合,将逐步发展形成新型的大区域综合治理策略 (area-wide integrated pest management approach, AW-IPM) 防控体系。

4 展望

自 1958 年英国生态学家 Charles Elton 的经典著作《动植物的入侵生态学》出版,标志生物入侵研究的开端,半个多世纪以来,入侵生物学研究经历了萌芽期 (1980s 之前)、成长期 (1980s) 和快速发展期 (1990s 至今)。伴随着入侵生物学科的发展,入侵生物学研究经历了从现象描述,到概念假说提出,再到方法和技术的应用等几个阶段,科学研究主要是利用生态学的方法解决生物入侵过程中的入侵途径 (定殖、扩张与扩散)、入侵物种生态适应与进化、本地生态系统对入侵生物的响应,以及预防与控制的技术^[70-71]。随着基因组测序技术的发展,入侵生物学进入了新的时代——“入侵基因组学时代”,如上所述,利用基因组学技术不仅解决了困扰入侵生物学家几十年的入侵生物学悖论,而且也揭示了与入侵昆虫入侵性相关的分子机制(如揭示了棉铃虫抗药性的关键基因与抗性机制),极大地推动了入侵生物学的研究。甚至可以通过与交叉学科(基因组学和计算机科学)融合,利用机器学习的方法挖掘与昆虫入侵性相关的基因组特征,来预测昆虫入侵性^[72]。

正因为基因组学对入侵生物学科的极大推动作用,我国科学家于 2018 年 11 月 14 日发起了“IAS1000 基因组测序计划”,旨在对 1 000 种重要入侵动物与杂草、农业害虫与资源动物等进行基因组测序,为入侵生物研究提供数据支撑,更好地阐明生物入侵的生态学过程与分子机制,开发入侵生物防控新技术与新产品^[73]。相信未来在基因组学的推动下,生物入侵的奥秘终将被揭晓。

参考文献

- [1] 万方浩. 入侵生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2015: 6-15.
- [2] SEEBENS H, BLACKBURN T M, DYER E E, et al. No saturation in the accumulation of alien species worldwide[J]. Nature Communications, 2017, 8: 14435.
- [3] SEEBENS H, BLACKBURN T M, DYER E E, et al. Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools [J]. Proceedings of the National Academy of

- Sciences, 2018, 115(10): E2264-E2273.
- [4] WAN Fanghao, YANG Nianwan. Invasion and management of agricultural alien insects in China [J]. Annual Review of Entomology, 2016, 61: 77–98.
 - [5] BRADSHAW C J, LEROY B, BELLARD C, et al. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects [J]. Nature Communications, 2016, 7: 12986.
 - [6] PAINI D R, SHEPPARD A W, COOK D C, et al. Global threat to agriculture from invasive species [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113(27): 7575–7579.
 - [7] RIUS M, BOURNE S, HORNSBY H G, et al. Applications of next-generation sequencing to the study of biological invasions [J]. Current Zoology, 2015, 61(3): 488–504.
 - [8] KIRK H, DORN S, MAZZI D. Molecular genetics and genomics generate new insights into invertebrate pest invasions [J]. Evolutionary Applications, 2013, 6(5): 842–856.
 - [9] TAY W T, GORDON K. Going global-genomic insights into insect invasions [J]. Current Opinion in Insect Science, 2018, 31: 1–8.
 - [10] 尹传林, 李美珍, 贺康, 等. 昆虫基因组及数据库研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39(1): 1–18.
 - [11] RICHARDS S, CHILDERS A, CHILDERS C. Editorial overview: Insect genomics: Arthropod genomic resources for the 21st century: It only counts if it's in the database! [J]. Current Opinion in Insect Science, 2018, 25: iv–vii.
 - [12] MATTHEWS B J, DUDCHENKO O, KINGAN S B, et al. Improved reference genome of *Aedes aegypti* informs arbovirus vector control [J]. Nature, 2018, 563(7732): 501–507.
 - [13] HUEY R B, GILCHRIST G W, HENDRY A P. Using invasive species to study evolution [M]// SAX D F, STACHOWICZ J J, GAINES S D. Species invasions: Insights to ecology, evolution and biogeography. Sunderland: Sinauer Associates, 2005: 139–164.
 - [14] SCHRADER L, KIM J W, ENCE D, et al. Transposable element islands facilitate adaptation to novel environments in an invasive species [J]. Nature Communications, 2014, 5: 5495.
 - [15] PEARCE S L, CLARKE D F, EAST P D, et al. Genomic innovations, transcriptional plasticity and gene loss underlying the evolution and divergence of two highly polyphagous and invasive *Helicoverpa* pest species [J]. BMC Biology, 2017, 15(1): 63.
 - [16] 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, DOI:10.1038/s41467-018-07226-6.
 - [17] JIN Lin, WANG Jing, GUAN Fang, et al. Dominant point mutation in a tetraspanin gene associated with field-evolved resistance of cotton bollworm to transgenic Bt cotton [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2018, 115(46): 11760–11765.
 - [18] HUFBAUER R A, TORCHIN M E. Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions [M]// NENTWIG W. Biological invasions. Berlin: Springer, 2008: 79–96.
 - [19] BLOSSEY B, NOTZOLD R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants—a hypothesis [J]. Journal of Ecology, 1995, 83(5): 887–889.
 - [20] BENFEY P N, MITCHELL-OLDS T. From genotype to phenotype: systems biology meets natural variation [J]. Science, 2008, 320(5875): 495–497.
 - [21] SUZUKI H C, OZAKI K, MAKINO T, et al. Evolution of gustatory receptor gene family provides insights into adaptation to diverse host plants in nymphalid butterflies [J]. Genome Biology and Evolution, 2018, 10(9): 2240.
 - [22] BASS C, FIELD L M. Gene amplification and insecticide resistance [J]. Pest Management Science, 2011, 67(8): 886–890.
 - [23] BOULAIN H, LEGEAIF, GUYE, et al. Fast evolution and lineage-specific gene family expansions of aphid salivary effectors driven by interactions with host-plants [J]. Genome Biology and Evolution, 2018, 10(6): 1554–1572.
 - [24] LIU Deguang, TRUMBLE J T. Comparative fitness of invasive and native populations of the potato psyllid (*Bactericera cockerelli*) [J]. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 2007, 123(1): 35–42.
 - [25] PAPANICOLAOU A, SCHETELIG M F, ARENSBURGER P, et al. The whole genome sequence of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), reveals insights into the biology and adaptive evolution of a highly invasive pest species [J]. Genome Biology, 2016, 17(1): 192.
 - [26] CHEN Wenbo, HASEGAWA D K, KAUR N, et al. The draft genome of whitefly *Bemisia tabaci* MEAM1, a global crop pest, provides novel insights into virus transmission, host adaptation, and insecticide resistance [J/OL]. BMC Biology, 2016, 14(1): 110. DOI:10.1186/s12915-016-0321-y.
 - [27] XIE Wen, YANG Xin, CHEN Chunhai, et al. The invasive MED/Q *Bemisia tabaci* genome: a tale of gene loss and gene gain [J]. BMC Genomics, 2018, 19(1): 68. DOI:10.1186/s12864-018-4148-9.
 - [28] SMITH C D, ZIMIN A, HOLT C, et al. Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108(14): 5673–5678.
 - [29] CHEN Xiaoguang, JIANG Xuanting, GU Jinbao, et al. Genome sequence of the Asian Tiger mosquito, *Aedes albopictus*, reveals insights into its biology, genetics, and evolution [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(44): E5907-E5915.
 - [30] CHENG Tingcai, WU Jiaqi, WU Yuqian, et al. Genomic adaptation to polyphagy and insecticides in a major East Asian noctuid pest [J]. Nature Ecology & Evolution, 2017, 1(11): 1747–1756.
 - [31] MCKENNA D D, SCULLY E D, PAUCHET Y, et al. Genome of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*), a

- globally significant invasive species, reveals key functional and evolutionary innovations at the beetle-plant interface [J]. *Genome Biology*, 2016, 17(1): 227. DOI:10.1186/s13059-016-1088-8.
- [32] HOLWAY D A. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant [J]. *Ecology*, 1999, 80(1): 238 – 251.
- [33] YOU Minsheng, YUE Zhen, HE Weiye, et al. A heterozygous moth genome provides insights into herbivory and detoxification [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45(2): 220 – 225.
- [34] BRISCOE A D, MACIAS-MUNOZ A, KOZAK K M, et al. Female behaviour drives expression and evolution of gustatory receptors in butterflies [J/OL]. *PLoS Genetics*, 2013, 9(7): e1003620.
- [35] GUO Huizhen, CHENG Tingcai, CHEN Zhiwei, et al. Expression map of a complete set of gustatory receptor genes in chemosensory organs of *Bombyx mori* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2017, 82: 74 – 82.
- [36] KOENIG C, HIRSH A, BUCKS S, et al. A reference gene set for chemosensory receptor genes of *Manduca sexta* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2015, 66: 51 – 63.
- [37] BRAND P, LIN Wei, JOHNSON B R. The draft genome of the invasive walking stick, *Medauroidea extradentata*, reveals extensive lineage-specific gene family expansions of cell wall degrading enzymes in Phasmatodea [J]. *G3: Genes | Genomes | Genetics*, 2018, 8(5): 1403 – 1408.
- [38] WU Ningning, ZHANG Sufang, LI Xiaowei, et al. Fall web-worm genomes yield insights into rapid adaptation of invasive species [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 3: 105 – 115.
- [39] BELYAYEV A. Bursts of transposable elements as an evolutionary driving force [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2014, 27(12): 2573 – 2584.
- [40] SCHRADER L, SCHMITZ J. The impact of transposable elements in adaptive evolution [J/OL]. *Molecular Ecology*, 2018. DOI: 10.1111/mec.14794.
- [41] LI Ziwen, HOU Xinghui, CHEN Jiafu, et al. Transposable elements contribute to the adaptation of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2018, 10(8): 2140 – 2150.
- [42] KREINER J M, WRIGHT S I. A less selfish view of genome size evolution in maize [J/OL]. *PLoS Genetics*, 2018, 14(5): e1007249.
- [43] PELLICER J, HIDALGO O, DODSWORTH S, et al. Genome size diversity and its impact on the evolution of land plants [J]. *Genes*, 2018, 9(2). DOI:10.3390/genes9020088.
- [44] SERRATO-CAPUCHINA A, MATUTE D R. The role of transposable elements in speciation [J/OL]. *Genes*, 2018, 9(5): 254. DOI:10.3390/genes9050254.
- [45] CERBIN S, JIANG N. Duplication of host genes by transposable elements [J/OL]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2018, 49: 63 – 69. DOI:10.1016/j.gde.2018.03.005.
- [46] JOLY-LOPEZ Z, HOEN D R, BLANCHETTE M, et al. Phylogenetic and genomic analyses resolve the origin of important plant genes derived from transposable elements [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(8): 1937 – 1956.
- [47] LAVERGNE S, MUENKE N J, MOLOFSKY J. Genome size reduction can trigger rapid phenotypic evolution in invasive plants [J]. *Annals of Botany*, 2010, 105(1): 109 – 116.
- [48] PYSEK P, SKALOVA H, CUDA J, et al. Small genome separates native and invasive populations in an ecologically important cosmopolitan grass [J]. *Ecology*, 2018, 99(1): 79 – 90.
- [49] SPECCHIA V, JANZEN S, MARINI G, et al. The potential link between mobile DNA and the invasiveness of the species [J]. *Journal of RNAi & Gene Silencing*, 2017, 13(1): 557 – 561.
- [50] STAPLEY J, SANTURE A W, DENNIS S R. Transposable elements as agents of rapid adaptation may explain the genetic paradox of invasive species [J]. *Molecular Ecology*, 2015, 24(9): 2241 – 2252.
- [51] PECCOUD J, LOISEAU V, CORDAUX R, et al. Massive horizontal transfer of transposable elements in insects [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114(18): 4721 – 4726.
- [52] TALLA V, SUH A, KALSOOM F, et al. Rapid increase in genome size as a consequence of transposable element hyperactivity in wood-white (*Leptidea*) butterflies [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2017, 9(10): 2491 – 2505.
- [53] ELSNER D, MEUSEMANN K, KORB J. Longevity and transposon defense, the case of termite reproductives [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(21): 5504 – 5509.
- [54] GOUBERT C, HENRI H, MINARD G, et al. High-throughput sequencing of transposable element insertions suggests adaptive evolution of the invasive Asian tiger mosquito towards temperate environments [J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(15): 3968 – 3981.
- [55] BURAND J P, HUNTER W B. RNAi: future in insect management [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2013, 112: S68–S74.
- [56] BAUM J A, BOGAERT T, CLINTON W, et al. Control of coleopteran insect pests through RNA interference [J]. *Nature Biotechnology*, 2007, 25(11): 1322 – 1326.
- [57] KATOCH R, SETHI A, THAKUR N, et al. RNAi for insect control: current perspective and future challenges [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2013, 171(4): 847 – 873.
- [58] HUSSAIN T, AKSOY E, CALISKAN M E, et al. Transgenic potato lines expressing hairpin RNAi construct of molting-associated *EcR* gene exhibit enhanced resistance against Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*, Say) [J]. *Transgenic Research*, 2019, 28(1): 151 – 164.
- [59] SCHOVILLE S D, CHEN Y H, ANDERSSON M N, et al. A model species for agricultural pest genomics: the genome of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J/OL]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1931. DOI:10.1038/s41598-018-20154-1.

- [12] MIYA A, ALBERT P, SHINYA T, et al. CERK1, a LysM receptor kinase, is essential for chitin elicitor signaling in *Ara-bidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(49): 19613–19618.
- [13] ZHAO Xiaoming, SHE Xiaoping, DU Yugang, et al. Induction of antiviral resistance and stimulatory effect by oligochitosan in tobacco [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2007, 87(1): 78–84.
- [14] LIU Tingting, LIU Zixu, SONG Chuanjun et al. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor [J]. Science, 2012, 336(6085): 1160–1164.
- [15] HORTON R M, HO S N, PULLEN J K, et al. Gene splicing by overlap extension [J]. Methods in Enzymology, 1993, 217(1): 270.
- [16] 安千里, 杨学健, 董越梅, 等. 用共聚焦激光扫描显微镜观测 GFP 标记的内生固氮菌 *Klebsiella oxytoca* SA2 侵染水稻根 [J]. 植物学报, 2001, 43(6): 558–564.
- [17] PIETRASZEWSKA-BOGIEL A, LEFEBVRE B, KOINI M A, et al. Interaction of *Medicago truncatula* lysin motif receptor-like kinases, NFP and LYK3, produced in *Nicotiana benthamiana* induces defence-like responses [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(6): e65055. DOI:10.1371/journal.pone.0065055.
- [18] LI Xiaojie, HAN Bing, XU Manyu, et al. Plant growth enhancement and associated physiological responses are coregulated by ethylene and gibberellin in response to harpin protein Hpa1 [J]. Planta, 2014, 239(4): 831–846.
- [19] MENTLAK A T. Investigating LysM effector function and the biotrophic growth phase of *Magnaporthe oryzae* [D]. Exeter: University of Exeter, 2012.
- [20] 汪斌, 李维明. 植物激素的信号转导系统研究进展 [J]. 福建农林大学学报, 2001, 30(4): 433–438.
- [21] UWE C, HERMAN S, KLESSIG D F. Protein dephosphorylation mediates salicylic acid expression of *PR-1* genes in tobacco [J]. Plant Journal, 2010, 11(4): 747–757.
- [22] SOLANO R, STEPANOVA A, CHAO Qimin, et al. Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1 [J]. Genes & Development, 1998, 12(23): 3703.
- [23] SHI Yanxia, YU Yang, FU Junfan, et al. Relationship between LOX activity and JA accumulations in cucumber leaves induced by pathogen [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 2008, 35(6): 486–490.

(责任编辑: 田 喆)

(上接 120 页)

- [60] KHAJURIA C, WILLIAMS C E, BOUHSSINI M E, et al. Deep sequencing and genome-wide analysis reveals the expansion of MicroRNA genes in the gall midge *Mayetiola destructor* [J]. BMC Genomics, 2013, 14: 187. DOI:10.1186/1471-2164-14-187.
- [61] 武强, 吕志创, 张桂芬, 等. 遗传控制技术在实蝇类害虫中的研究进展 [J]. 生物安全学报, 2015, 24(2): 161–170.
- [62] FU Guoliang, CONDON K C, EPTON M J, et al. Female-specific insect lethality engineered using alternative splicing [J]. Nature Biotechnology, 2007, 25(3): 353–357.
- [63] ISASAWIN S, AKETARAWONG N, THANAPHUM S. Characterization and evaluation of microsatellite markers in a strain of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), with a genetic sexing character used in sterile insect population control [J]. European Journal of Entomology, 2012, 109(3): 331–338.
- [64] MCINNIS D O, TAM S, LIM R, et al. Development of a pupal color-based genetic sexing strain of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2004, 97(5): 1026–1033.
- [65] SIM S B, GEIB S M. A chromosome-scale assembly of the *Bactrocera cucurbitae* genome provides insight to the genetic basis of white pupae [J]. G3: Genes | Genomes | Genetics, 2017, 7(6): 1927–1940.
- [66] KANDUL N P, LIU Junru, SANCHEZ C H, et al. Transforming insect population control with precision guided sterile males with demonstration in flies [J/OL]. Nature Communications, 2019, 10(1): 84. DOI:10.1038/s41467-018-07964-7.
- [67] ZHANG Ruibin, WANG Bing, GROSSI G, et al. Molecular basis of alarm pheromone detection in aphids [J]. Current Biology, 2017, 27(1): 55–61.
- [68] JAYANTHI K P, KEMPRAJ V, AURADE R M, et al. Computational reverse chemical ecology: virtual screening and predicting behaviorally active semiochemicals for *Bactrocera dorsalis* [J/OL]. BMC Genomics, 2014, 15: 209. DOI:10.1186/1471-2164-15-209.
- [69] LEAL W S, BARBOSA R M, XU Wei, et al. Reverse and conventional chemical ecology approaches for the development of oviposition attractants for *Culex* mosquitoes [J/OL]. PLoS ONE, 2008, 3(8): e3045. DOI:10.1371/journal.pone.0003045.
- [70] 万方浩, 严盈, 王瑞, 等. 中国入侵生物学科构建与发展 [J]. 生物安全学报, 2011, 20(1): 1–19.
- [71] RICHARDSON D M, PYŠEK P. Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton [J]. Diversity and Distributions, 2008, 14(2): 161–168.
- [72] 罗嘉鹏. 利用组学数据检测昆虫的抗药性和入侵性 [D]. 南京: 南京师范大学, 2018.
- [73] QIAN Wanqiang, WAN Fanghao. China launches the “IAS1000 Project” [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(12): 2840–2841.

(责任编辑: 田 喆)