昆虫信息素研究进展

吴 帆1 刘深云1 张 莉1 张旭凤2 李红亮1*

(1. 中国计量大学生命科学学院,浙江省生物计量及检疫检验重点实验室,杭州 310018; 2. 山西农业大学园艺学院,太原 030031)

摘要:信息素是昆虫信息交流和信号传递的"化学语言",能调节和控制昆虫的行为和生理变化。从本质上来讲,昆虫信息素就是有机化合物,不同昆虫的信息素在结构和成分配比等方面存在差异。昆虫信息素种类众多,根据作用机制可分为释放信息素和启动信息素;根据发挥的功能可分为性信息素、聚集信息素、报警信息素和标记信息素等。它们通过接收者的化学感受系统被识别和接收,过程十分复杂。目前,昆虫信息素在害虫防治、生物监控和保护以及促进昆虫授粉等多个领域被广泛应用。为后续进一步研究和利用昆虫信息素,该文从昆虫信息素结构差异和演化过程、分类和功能、传播和感知方式以及在生产实践中的应用等方面进行总结和综述,并对昆虫信息素的研究进行展望。

关键词: 昆虫信息素; 启动信息素; 性信息素; 化学通讯; 害虫防治

Research advances in insects pheromones

Wu Fan¹ Liu Shenyun¹ Zhang Li¹ Zhang Xufeng² Li Hongliang¹*

(1. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection & Quarantine, College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, Zhejiang Province, China; 2. College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, Shanxi Province, China)

Abstract: Insect pheromone is a chemical language of insects for information communication and signal transmission, which can regulate and control entomic behavioral and physiological changes. In essence, insect pheromones are chemical substances that have different structures and proportions of components among various insects. Insect pheromones are diverse, and can be classified into releaser pheromones and primer pheromones based on functional mechanisms, or divided into sex pheromone, aggregation pheromone, alarm pheromone, marking pheromone and so on based on their biological functions. These pheromones are received and recognized by the sophisticated chemosensory system of receivers. Up to now, insect pheromones are widely used in pest control, biological monitoring and protection, and promoting insect pollination. In order to further improve research and use of insect pheromones, this review summarized the structure and evolution, classification and function, modes of communication and perception, and practical application of insect pheromones, and also looked into the future research.

Key words: insect pheromone; primer pheromone; sex pheromone; chemical communication; pest control

信息素 (pheromone) 由德国科学家 Karlson & Lüscher (1959) 首先提出, 指同物种不同个体间能够传递信息的化学物质。最初, 包含信息的化学物质

被称为化学信息物质(semiochemical),根据它们的作用范围大致分为同物种间发挥作用的物质(即信息素)和不同物种间发挥作用的物质(Huettel,

基金项目: 国家自然科学基金(32000331),浙江省自然科学基金探索项目(LQ21C030007),科技部基础资源调查专项(2018FY100405)

^{*}通信作者 (Author for correspondence), E-mail: hlli@cjlu.edu.cn

1986)。不同物种间化学信息素根据作用对象又可以分为两类,有利于释放者的一类称为利己素,有利于接受者的一类称为利他素(Mustaparta,1990)。后来,研究者发现许多化学物质既可以在同物种间发挥作用,也可以在不同物种间发挥作用,而且可能对信号释放者和接收者都是有利的。现在对 pheromone 和 semiochemical 的区分并不严格,国内均翻译为信息素。

昆虫信息素是昆虫进行信息交流和信号传递的 "化学语言",能够调节和控制昆虫的行为和生理变 化,如交配和产卵、防御和攻击、寄主定位和取食等 行为(Slessor et al., 2005)。基于信息素的化学通讯 对于昆虫的生存是十分重要的,因为昆虫个体小,它 们的视觉和听觉发展受到限制,只能依靠发达的化 学通讯来弥补(Symonds & Elgar, 2008)。第1个昆 虫信息素是Butenandt et al.(1959)在家蚕 Bombyx mori体内发现的,被命名为蚕蛾醇,至今已有60余 年。目前,已经在鳞翅目、鞘翅目、膜翅目和双翅目 等昆虫体内发现了超过3000种化学信息素物质 (Symonds & Elgar, 2008), 相关数据可在信息素数 据库 Pherobase 中查阅(http://www.pherobase.com)。 随着新技术、新方法的发展,昆虫信息素的研究领域 也越来越宽。本文对近年来昆虫信息素结构差异和 演化过程、分类和功能、传播和感知方式以及在生产 实践中的应用等方面进行总结和综述,以期为昆虫 信息素进一步的研究、开发和利用奠定基础。

1 昆虫信息素结构差异和演化过程

昆虫信息素的本质是化学物质,由前体物质经各种化学反应合成。虽然信息素可以是单独的化合物,但它们通常不只包含一种活性成分,即2种或者2种以上成分通过形成混合物发挥作用。昆虫信息素成分的组成和相对比例具有高度的物种特异性,即使在亲缘关系密切的物种之间,信息素的组成也可能存在巨大差异(Adams & Tsutsui,2020)。

1.1 昆虫信息素种类和结构多样

通过对已确定的昆虫信息素分析发现,它们的主要成分或结构为烷烃、醇、醛、酮、酯、酸酐、萜类、胺、环氧和腈等化合物及衍生物,这些物质单独或按照一定比例组成混合物来发挥作用。信息素结构主要在以下几个方面存在差异:

第一,碳骨架长度及修饰。昆虫信息素以碳骨架结构为基础,常见信息素成分的碳原子数为5~30个,如墨西哥按实蝇 Anastrepha ludens 雄成虫信息素

2-甲基-三十烷的碳骨架结构较大,碳原子数为30个 (Bosa et al., 2018)。化学物质的挥发性是影响信息 素释放率的一个重要因素,分子量过大(超过30个 碳原子)或过小(少于5个碳原子)都不利于它们发 挥功能,所以大多数通过空气传播的信息素的分子 量都在80~300 D之间。在不同物种中,即使功能相 近的信息素,其碳骨架长度也有区别,如黑腹果蝇 Drosophila melanogaster性信息素成分为7-二十三 烯,而拟果蝇D. simulans 性信息素成分为7-二十五 烯,7-二十三烯和7-二十五烯却相差2个碳原子 (Ferveur et al., 1996)。烷烃的骨架结构经加工修饰 可以形成更多的信息素成分,常见修饰包括经氧化 形成醇、醛、酮和酸等,脱氢环化形成萜类,加入卤基 或氨基酸形成卤基取代和胺等,羧酸和醇脱水缩合 生成酯类或环氧化合物等(Howard & Blomquist, 2005)。这些修饰大大丰富了信息素的种类。

第二,不饱和度及双键位置。饱和的烷烃及其 衍生物在去饱和酶的作用下可以生成不饱和化合 物。昆虫信息素不饱和度一般为1~4个,双键位置 也不同。绿头扁卷蛾 Planotortrix excessana 利用 (Z)-5-十四碳烯-1-醇乙酸酯和(Z)-7-十四碳烯-1-醇 乙酸酯作为信息素成分,而它的姊妹种浅绿头卷叶 蛾 *Planotortrix octouses* 则用(*Z*)-8-十四碳烯-1-醇乙 酸酯和(Z)-10-十四碳烯-1-醇乙酸酯作为信息素成 分,两者都是二烯,但双键的位置不同(Albre et al., 2012)。全球大部分地区的黑腹果蝇信息素主要成 分为(Z,Z)-7,11-二十七碳二烯,但非洲和加勒比地 区黑腹果蝇的信息素成分主要为(Z,Z)-5,9-二十七 碳二烯,双键位置也不相同(Ferveur et al., 1996)。 信息素成分的双键差异跟个体中的脱氢酶或去不饱 和酶有关,双键差异最终影响信息素的功能(Semmelmann et al., 2019)_o

第三,手性碳及成分配比。昆虫手性碳结构影响信息素的活性(Munro et al.,2019)。如传粉昆虫通过信息素香芹酮氧化物来定位植物,而反式-香芹酮氧化物和顺式-香芹酮氧化物的手性碳结构明显不同,传粉昆虫兰花蜂属 Euglossina 的 2 个种 E. atleticana 和 E. niveofasciate 触角对反式-香芹酮氧化物的响应要比顺式-香芹酮氧化物强,进而可能影响两者对不同植物的传粉效率(Brandt et al.,2019)。部分昆虫对自身不存在的信息素异构体的刺激也能产生反应。如无刺蜂 Melipona solani 信息素中只含有顺式-2-庚醇而没有反式-2-庚醇,但昆虫触角电位结果表明其群体对顺式-2-庚醇和反式-2-庚醇刺激

均有反应(Alavez-Rosas et al., 2019)。此外,不同信息素成分的比例也会影响信息素功能。在美国花旗松上发现了一种小蠹虫 Gnathotrichus sulcatus,它对顺式-6-甲基-5-庚烯-2-醇或反式-6-甲基-5-庚烯-2-醇的纯品均无反应,但对两者混合物有反应(Borden et al., 1976),说明不同信息素的比例,其功能可能不同。

1.2 昆虫信息素的演化过程

昆虫信息素的变化与昆虫物种演化同步。不同 昆虫由共同祖先演化而来,所以它们的信息素彼此 之间肯定有一定的相似性或联系。通过对多种昆虫 的信息素分析发现,大多数昆虫信息素是由前体化 合物转化而来,只是在成分和比例上发生变化。目 前认为信息素演化存在2种方式(Stökl & Steiger, 2017),具体如下:

第1种方式是信息素成分发生微弱改变的渐变 式过程,即信息素某些成分的增加或减少,或者各成 分之间的比例发生一定变化。如同属不同种昆虫的 信息素组分在结构上相似度较大,甚至组分完全相 同,只是比例不同,如收获蚁属Pogonomyrmex的 4个物种红色收获蚁 Po. barbatus、马里科帕须蚁 Po. maricopa、西方收获蚁Po. occidentalis和罗纹须 蚁Po. rugosus 均把3个吡嗪类物质作为食物源位置 的标记信号,只是3个成分在4种蚂蚁中的比例不同 (Hölldobler et al., 2001);同属的中华蜜蜂 Apis cerana cerana 和意大利蜜蜂 Ap. mellifera ligustica 虽然在行为和生理上均有差异,但两者均把反式-9-氧代-2-癸烯酸(9-oxo-2-decenoic, 9-ODA)、反式-9-羟基-2-癸烯酸、顺式-9-羟基-2-癸烯酸和对羟基苯甲 酸甲酯4种物质作为维持蜂群稳定的蜂王上颚腺信 息素(queen mandibular pheromone,QMP),只是这4种 物质在2个蜂种中的比例不同(Dong et al., 2017)。 物种演化是一个缓慢的过程,如果能确定不同物种 间信息素变化规律,就有可能分析它们的亲缘和进 化关系,可为生物系统发育研究提供一种新方法。

第2种方式是信息素构成发生巨大的变化,这种变化导致2个物种的信息素之间有很大差异或完全不同。在圣多美岛上,圣多美果蝇D. santomea和亚库巴果蝇D. yakuba是姊妹种,采用气相色谱-质谱对两者体表碳氢化合物分析发现,其主要成分都是(Z)-7-二十三烯,但其他成分却明显不同,这导致2个物种的雄成虫无法识别对方的雌成虫,形成生殖隔离(Mas & Jallon, 2005)。巢蛾属 Yponomeuta昆虫苹果巢蛾 Y. padellus 和稠李巢蛾 Y. evenymellus

亲缘关系比较近,但是它们信息素成分差异很大,这 促使它们朝着不同的方向进化(Liénard et al., 2010)。这种差异可能是由外界环境或生存条件变 化导致的。在原有信息素合成途径的基础上昆虫通 过一些简单的化学反应就能合成一种新的成分,所 以信息素构成发生巨大变化完全可以实现。

目前,化学信号的起源仍然是化学生态学领域研究的重要课题,对于信息素为何要演化的理论还不完善。主流观点认为种间竞争、捕食与被捕食共进化、气候和环境条件变化等生态因素是驱动昆虫信息素演化的重要动力(Symonds & Elgar,2008)。最近,Böttinger & Stökl(2020)研究发现信息素进化与昆虫自身行为之间也有密切关系,如隆脊瘿蜂科寄生蜂 Leptopilina heterotoma 雌成虫在吸引雄成虫交尾时,近距离时氯氟烃就可以实现对雄成虫的引诱,远距离时则还需要挥发性好的环烯醚类化合物。所以,为了更好的生存和繁衍,昆虫只能不断改变自身的信息素,一方面是为了与其他物种进行区分,另一方面是为了适应外界变化的环境。

2 昆虫信息素分类和功能

目前,昆虫信息素分类方式主要有2种,一种是根据作用机制,分为释放信息素和启动信息素(或称引发信息素),前者可以快速调控昆虫行为,响应时间短而反应迅速,后者可以调控昆虫生理变化,作用周期长而影响深远(Slessor et al.,2005; Okosun et al.,2019);另一种是根据发挥的功能,分为性信息素、聚集或集群信息素、报警信息素和标记信息素等(Müller & Buchbauer,2011)。

2.1 根据作用机制分类

2.1.1 释放信息素

释放信息素可以快速调控接收者的行为,报警 类信息素物质大多数都属于释放信息素。红火蚁 Solenopsis invicta 释放的 2-乙基-3,6-二甲基吡嗪 (Li et al.,2018)、意大利蜜蜂和中华蜜蜂分泌的乙 酸异戊酯(Gong et al.,2017; Rossi et al.,2018)以及 禾谷缢管蚜 Rhopalosiphum padi 和夹竹桃蚜 Aphis nerri 释放的 E-β-金合欢烯(Verheggen et al.,2008; Bhatia et al.,2014)都是报警类信息素物质,在危险 情况下能快速引起其群体的报警响应和行为,甚至 对其他物种的昆虫也有刺激作用(Du et al.,2019)。 沙漠蝗 Schistocerca gregaria 释放的群体信息素苯 乙腈也属于释放信息素,低浓度时其可以使雄性蝗 虫聚集,高浓度时其可以使雄性蝗虫趋避(Rono et al.,2008)。在巴基斯坦钩白蚁 Ancistrotermes pakistanicus 释放的(Z,Z)-dodeca-3,6-dien-1-ol 也属于释放信息素,它可以引起工蚁释放随行信号,在高浓度时还能作为雄蚁的性引诱信号(Robert et al.,2004)。当接收释放信息素后昆虫个体快速表现出特有的行为,当信息素信号消失后昆虫个体又恢复原有行为。

2.1.2 启动信息素

启动信息素的作用相对复杂,通过影响接收者 基因表达和物质代谢等导致接收者发生生理变化和 行为变化,在昆虫生理学和社会组织中发挥着重要 作用(Hefetz,2019)。由于这类信息素作用周期长 而研究困难,所以研究较少,最具代表性的就是社会 性昆虫蜂王和蚁后等分泌的信息素(Slessor et al., 2005;Korb,2018)。中华蜜蜂和意大利蜜蜂都利用 QMP维持群体结构的稳定,蜂群中的工蜂接收 QMP后,一方面其卵巢发育受到抑制,失去正常的 产卵行为,另一方面在幼虫信息素的协助下调控工 蜂哺育行为和劳动分工(Peters et al.,2010;Traynor et al.,2014)。启动信息素调控昆虫生理变化作用周 期都比较长,而且这种调节一般不可逆,信息素消失 后昆虫已经形成的一些性状也不会消失。

2.1.3 同时作为释放信息素和启动信息素

在昆虫中,有些物质可以同时作为释放信息素和启动信息素发挥作用,如意大利蜜蜂幼虫释放的信息素包括幼虫酯类信息素(Slessor et al.,2005)和罗勒烯类物质(β-罗勒烯和别罗勒烯)(Wu et al.,2019),这2类物质均可作为释放信息素和启动信息素发挥作用(Le Conte et al.,2006; Maisonnasse et al.,2010);海角蜜蜂 Ap. mellifera capensis 工蜂背板分泌的脂类信息素一方面作为释放信息素刺激工蜂的随行行为,另一方面作为启动信息素抑制卵巢活性(Okosun et al.,2019)。当然,这种同时作为释放信息素和启动信息素的功能在特定条件下才能表现出来。

2.2 根据功能分类

2.2.1 性信息素

性信息素是昆虫雌雄个体分泌后被异性接收并引起性行为反应的化学物质,是最早被研究的信息素。昆虫性信息素多数由雌性个体分泌,但部分物种雄性也有分泌,如黑腹果蝇、黄尾熊峰 Bombus terrestris 等 (Billeter & Wolfner, 2018; Valterová et al., 2019)。相对而言,雄性个体分泌的信息素量要比雌性高,一头雄性个体释放信息素可以达到微克级别,这有利于吸引更多雌性个体(Larsson et al.,

2003)。性信息素影响着昆虫的交配和生殖,所以研究它对于害虫防治具有重要意义。鳞翅目昆虫是农林业主要害虫,所以对鳞翅目性信息素的研究较广泛(唐睿和张钟宁,2014)。昆虫性信息素按结构分为I型、II型、III型和0型,I型为10~18个碳原子的直链乙酸酯、醇或醛,在已知的蛾类性信息素中75%属于I型(Bastin-Héline et al.,2019);II型为17~23个碳原子的直链多烯类及其环氧衍生物(Zhang et al.,2016);III型为17~23个碳原子的含甲基支链的烷烃,0型为短链的仲醇或酮类化合物,后两类信息素数量比较少,主要在鳞翅目昆虫中(马涛等,2019)。

2.2.2 聚集或集群信息素

聚集或集群信息素是个体用来吸引同物种其他个体到达特定位置的一类化学物质,能促进同物种栖息、取食或交配等行为。聚集信息素和性信息素的区别主要有2点:第一,性信息素只能是由性成熟的雌雄成虫产生的,在昆虫中雌性个体分泌的相对较多,而聚集信息素在雌雄成虫、若虫和幼虫等不同阶段都能产生,且雄性个体产生的较多(姜勇等,2002);第二,性信息素只吸引异性交配,而聚集性信息素可同时吸引同性和异性,除了交配外还能协助种群完成栖息和取食等行为,如二齿星坑小蠹Pityogenes bidentatus 和四齿星坑小蠹Pi. quadridens是姊妹种,雄性个体分泌的聚集信息素不仅可以避免种间个体干扰交配,而且吸引其种群聚集来占领食物和空间资源(Byers et al.,2013)。

对聚集信息素研究最多的物种是鞘翅目,特别是林业害虫小蠢虫,已研究物种多达17属65种,Symonds & Gitau-Clarke (2016)研究发现它们的聚集信息素兼有保守性和变化性两大特点,即一些成分在种间很保守,而一些成分即使在近缘种中变化也很大。聚集信息素另一个特点是调节的双向性,即高浓度低影响的功能,如美国南部松小蠹 Dendroctonus frontalis 的雄虫产生一种内源小蠹蛋白,在低浓度时能促进同种个体聚集,在高浓度时却趋避同种个体聚集(Sullivan et al.,2007)。有些物种在群体数量达到一定程度后还能产生抗聚集信息素,以促进种内个体去寻找新寄主或食物源,减少种内竞争(Liu et al.,2016)。这种双向调节机制可以有效控制种群密度,使群体利益最大化。

2.2.3 报警信息素

报警信息素是昆虫重要的防御信号,不仅可以 提醒同种个体环境中的危险,也可以组织同类对人 侵者进行攻击。目前对膜翅目的蜜蜂、蚂蚁和半翅

目的豌豆长管蚜Acyrthosiphon pisum等蚜虫的报警 信息素的关注度较高(Mizunami et al., 2010; Wang & Tan, 2019)。相对其他信息素而言,报警信息素具有 如下2个特点:第一,报警信息素的专一性没有其他 信息素高。如蜜蜂属中发现的乙酸异戊酯(isopentyl acetate, IPA)、乙酸辛酯和乙酸苄酯等报警信息 素成分在意大利蜜蜂、中华蜜蜂、大蜜蜂 Ap. dorsata 和小蜜蜂 Ap. florea 中都存在(Wang & Tan, 2019); 在球蚜总科的很多物种中,(E)- β -法尼烯是它们共 同的报警信息素成分,在危险情况下可以提醒同种 个体停止取食,向四处散开(Beale et al., 2006)。第 二,报警信息素容易被天敌利用,即昆虫利用报警信 息素警告同种个体的同时,可能会吸引更多天敌出 现。如意大利蜜蜂感知到危险时释放的IPA能被蜂 箱奇露尾甲 Aethina tumida 利用,在庚醛和柠檬烯等 的协助下蜂箱小甲虫就能锁定蜂巢的位置(Torto et al.,2007)。在昆虫中,报警信息素主要由上颚腺、肛 门腺和毒液腺3个腺体产生和分泌,比如蜜蜂在利 用上颚和尾针攻击入侵者的同时分泌报警信息素对 其进行标记,这些信息素能引导其他蜜蜂识别入侵者。

2.2.4 标记信息素

标记信息素也称为产卵趋避信息素,是昆虫在 产卵地做的记号以防同种其他个体再次产卵的化学 物质(Rosi et al., 2001)。如果性信息素调控昆虫交 配和产卵行为,那么标记信息素就直接影响着后代 的营养和健康水平,特别是在近缘种或姊妹种中,昆 虫对标记信息素的识别能力直接决定了该物种对同 一寄主资源的竞争能力(慕莉莉和李国清,2007)。 由于标记信息素需要长时间发挥作用,所以它们的 挥发性较其他类信息素低,接收者一般要通过接触 才能感受到。产卵后,昆虫释放标记信息素的位置 有2个,一个是直接标记在卵上,如寄生蜂 Dinarmus basalis产卵后会把化学物质标记在卵的表面 (Gauthier & Monge, 1999);另一个是标记在寄主植 物上,如蓝橘绕实蝇Rhagoletis mendax产卵后会在 水果表面做标记以防同种其他个体在周围产卵 (Stelinski et al., 2009; Faraone et al., 2016)。相对于 在卵上标记,在寄主植物上做标记更安全,因为标记 在卵上可能引来捕食者。目前,只在实蝇科昆虫中 分离和鉴定到一些标记信息素(Silva et al., 2012)。 相对于其他信息素,关于标记信息素的了解比较少, 但是其在水果保护等方面有较大的潜力。

2.2.5 其他昆虫信息素

除了上述在不同昆虫中普遍存在的信息素外,

还有一些只在少部分物种中发现的功能型信息素。如达尔文澳白蚁 Mastotermes darwiniensis 会在食物表面上分泌包括对苯二酚在内的物质,它们能刺激同种其他个体在相同位置啃食,这类物质被称为诱食信息素(Reinhard et al.,2002)。但是,对苯二酚在台湾乳白蚁 Formosan subterranean 等其他白蚁中并没有诱食作用,说明了它功能的专一性(Raina et al.,2005);蚂蚁外出觅食时,为帮助其他个体确定行走位置,会在前进的路线上分泌异香豆素的衍生物,这种物质被称为追踪信息素(Chalissery et al.,2019)。

"化学语言"决定着昆虫行为和生理变化。昆虫是自然界物种最多的动物类群,它们的行为和生理变化多样,所以昆虫信息素的数量远不止目前发现的这些物质,一方面是有些昆虫行为的刺激物质还没有找到,因为有些物质只能在其他物质协同下才能发挥作用;另一方面是有些已经鉴定到的物质还没确定其对应的功能。因此,需要进一步对昆虫信息素的分离、鉴定和功能进行深入研究。

3 昆虫信息素的传播和感知方式

昆虫将信息素释放到环境中,个体要通过自身的感受系统接收后才能做出反应。对于非挥发性信息素,只能通过接触进行感知(Maisonnasse et al., 2010),并且要在挥发性信息素协助下才能发挥功能(Yi et al., 2014)。挥发性信息素的传播和感知过程极其复杂,不仅需要适宜的外界条件,还需要昆虫自身化学感受系统的多种蛋白参与,具体过程如下:环境中气味或信息素分子扩散进入昆虫(触角、足等)特化的感受器中,在感受器嗅觉结合蛋白的协助下,穿过血淋巴传递至外周神经树突细胞膜上的嗅觉受体,信号分子与嗅觉受体作用,化学信号转化为电信号激发树突神经兴奋;树突神经电信号经嗅神经叶处理传递到中枢神经(Leal, 2013;吴帆等, 2021)。

信息素识别的关键部位是嗅觉感受神经元(olfactory sensory neuron, OSN)上的跨膜受体。如家蚕雄成虫触角中特异表达受体BmOR-1能感知雌成虫性信息素蚕蛾醇(Sakurai et al., 2004);黑腹果蝇聚集信息素成分11-cis-vaccenyl acetate被Or67d特异识别(Kurtovic et al., 2007);在意大利蜜蜂中蜂王信息素 9-ODA 的受体为Or11(Wanner et al., 2007);小菜蛾Plutella xylostella 触角高表达的Or41基因对信息素 Z9-14:AC和 Z9-14:OH均有反应(Liu et al., 2018)。在夜蛾类中,雄性个体进化形成了一些特殊

的受体来感知雌性信息素,这类受体在进化上亲缘关系很近,如灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 雄成虫受体 SlitOR5 能特异识别性信息素(Z,E)-9,11-十四碳二烯-1-醇乙酸酯(Bastin-Héline et al.,2019)。

信息素激活受体后,化学信号转变为电信号,在 昆虫嗅觉系统上依次传递。这个反应很快,整个过 程在毫秒内就可以完成(Szyszka et al., 2014),具体 过程如下:OSN的电信号会直接传递到昆虫嗅觉的 初级中枢——触角(嗅)神经叶,触角神经叶中包含 大量的嗅小球(Berg et al., 2014), 一个嗅小球中的 神经元除了共受体外一般只表达一种嗅觉受体,这 样就可以对同一信号进行处理(Galizia et al., 1999; Chu, 2020), 如黑腹果蝇基因组中有57个嗅觉受体 基因,其中32个仅在触角中表达,除了共受体Or83b 在所有神经元中表达外,其他受体只在单个神经元 中表达(Vosshall et al., 2000)。经触角神经叶处理 的信号再传递到中枢神经系统——磨菇体和侧角, 其侧角区有专门处理信息素刺激的区域(Jefferis et al.,2007),昆虫接收到信息素后,就会做出行为和生 理响应。

以上均是昆虫在单一信息素物质刺激下识别外源信号的机制,相对比较容易实现。但是,自然环境十分复杂,昆虫周围遍布着各种气味和信息素分子,在复杂的环境中昆虫如何识别专一信息素的呢? Szyszka(2014)认为快速刺激动力学理论可以解释昆虫快速精准识别不同信号。 Egea-Weiss et al. (2018)在黑腹果蝇研究中发现,神经元受体感受化学物质刺激的浓度范围很大,但不同受体偏向于接收特定物质的刺激,脉冲时间可以达到0.1 ms,这样就可以利用不同受体实现快速交替接收不同外源信号。虽然相关研究还比较少,很多理论还不完善,但可以肯定的是不同昆虫对信息素信号识别很灵敏,信号传递速度也很快(Szyszka et al.,2014)。

昆虫不仅有能力在复杂环境中识别特定信息素成分,甚至植物源的一些化学物质在昆虫信息素感知中还扮演着重要角色。第一,昆虫接收和捕获植物源的化学物质后,可将其作为信息素或信息素前体物质。如美丽星灯蛾 Utetheisa ornatrix 幼虫以寄主植物大托叶猪屎豆 Crotalaria spectabilis 为食,体内积累大量毒素——吡咯里西啶生物碱,待幼虫发育到成虫时,雄成虫通过交尾把吡咯里西啶生物碱传递给雌成虫并留在卵上,这样在毒素的保护下卵就能不被天敌吃掉(Eisner & Meinwald,1995)。第二,植物源的一些化学物质能够刺激昆虫产生和释

放信息素,并协同增强昆虫信息素的功能。如条纹瓜叶甲 $Acalymma\ vittatum$ 雄虫聚集信息素中混入绿皮西葫芦 $Cucurbita\ pepo\ pepe$ 的挥发物质芳樟醇后,其能增强群体的聚集行为(Brzozowski et al., 2020);梨小食心虫 $Grapholita\ molesta\ 主要为害蔷薇科植物,用信息素诱捕防治时,蔷薇科植物挥发物(<math>E$)- β -罗勒烯和(E)- β -法尼烯均能显著增强信息素的引诱效果(Xiang et al., 2019)。第三,植物源的一些化学物质能抑制昆虫对信息素的识别和响应。如月桂烯能降低疑窃郭公甲 $Thanasimus\ dubius\ frontalis\ 对性信息素的引诱(Munro\ et\ al., 2020)。在长期进化和生态环境影响下,昆虫不仅对种群信息素形成了完整的感知机制,而且形成了完整的适生机制。$

4 昆虫信息素的应用研究

对信息素的研究一方面是为了了解昆虫行为和生理的调节机制,另一方面就是为了人工利用信息素,如害虫防治和生物监控等。特别是绿色植保和反向化学生态学概念的提出,使得信息素在生产实践中的关注度越来越高。到2016年底,全球商品化的昆虫信息素产品已经超过了600个。欧美国家对信息素农药研究较早,应用体系相对完善且对信息素登记资料有较多的减免政策。相对而言,我国在昆虫信息素应用方面起步晚,截止到2019年8月,我国仅登记了16个信息素农药产品。我国对信息素农药的登记要求与化学农药一致,这对生产企业来说成本较高,因此登记的积极性不高,不利于昆虫信息素的开发和应用(于荣等,2019)。

4.1 害虫防治

昆虫性信息素具有准确性高、专一性强、成本低、使用便捷和安全等特点,被广泛用于害虫防治方面,防治方法主要有诱杀、趋避和阻断交配等。诱杀是利用信息素把害虫吸引到指定地点,并通过物理、化学等方法将害虫杀死,使用这种方式的信息素主要有性信息素和聚集信息素等(Weber et al., 2017)。如灰茶尺蠖 Ectropis grisescens 是茶树上主要的食叶害虫,对茶叶为害严重,将其信息素(Z,Z)-3,9-6,7-epoxyoctadecadiene和(Z,Z,Z)-3,6,9-octadecatriene按照4:1质量比混合后悬挂在茶树顶端40 cm处对灰茶尺蠖有很好的诱杀效果(Wang et al., 2018)。趋避是利用信息素把害虫驱离目标区域,昆虫自身或天敌的报警信息素、高浓度的聚集或性信息素可用于趋避。如致倦库蚊 Culex quinquefasciatus 是一种传播病毒的昆虫,N,N-二乙基-3-对甲苯苯酰胺对

它有很好的趋避驱离效果(Syed & Leal, 2008)。目 前,把诱杀和趋避联合起来形成的"推-拉策略"是 应用最多的害虫防治方式(Cook et al., 2007; Alkema et al., 2019)。如果诱杀和趋避是被动的害虫 防治方法,那么信息素介导的阻断交配则是更直接 的害虫治理手段(Benelli et al., 2019),这种方法在 防治蛾类害虫方面有较好的应用。如葡萄花翅小卷 蛾Lobesia botrana 是欧洲葡萄上的害虫,人工合成 的葡萄花翅小卷蛾雌成虫性信息素成分E7,Z9-12: Ac可以干扰雌、雄成虫交配,对于控制其种群数量 效果明显(Harari et al., 2015)。但是,依靠一种方法 防治害虫经常难以达到预期效果,将多种方法结合 起来的害虫综合治理措施是害虫防治研究的更高目 标。除信息素外,开发的类信息素在害虫防治中也 有很好的应用。由于天然信息素自身存在的稳定性 差、作用时间短和合成成本高等诸多问题,研究者找 到了一些信息素类似物,这些类似物有更好的理化 性质和毒理性(郑丽霞等,2018),具有很大的潜在应 用价值。此外,信息素微胶囊技术、缓释剂和诱捕器 等研究也能提高信息素在害虫防治方面的效果。

4.2 生物多样性监测和保护

随着全球生物多样性严重下降,生物多样性调 查和物种保护逐渐被重视。当前,世界各国在阻止 生物多样性下降方面做了大量工作,但效果并不明 显。开发一种基于信息素的监控系统对于保护濒危 物种和资源昆虫是一项有效的管理方式,而且成本 效益比很高(Larsson, 2016)。第1个用于保护昆虫 的信息素是在隐奥斑金龟甲 Osmoderma eremita 雄 成虫体内发现的(R)- γ -癸内酯,它可以用来吸引雌 成虫进行交配,也可以用来吸引雄成虫进行物种数 量统计(Larsson et al., 2003)。当前,在物种保护方 面研究应用最多的是蛾类信息素。蛾类食杂草,能 传粉,是多种鸟类和爬行动物的食物源,在维持生物 链方面扮演着重要角色,由于设施农业和城镇化等 影响, 蛾类数量急剧下降(Bates et al., 2014), 严重影 响了生态的动态平衡。雌性蛾类性信息素在西班牙 月亮大蚕蛾 Graellsia isabellae (Millar et al., 2010)、 普罗丽大蚕蛾 Callosamia promethea (Gago et al., 2013) 和透目大蚕蛾 Rhodinia fugax (Yan et al., 2015)等物种分布调查和保护方面都有很好的应 用。相对于害虫防治,信息素在物种监测和保护方 面的关注度并不高,这主要是因为其商用价值有限, 但是信息素作为指标指示某个地区是否存在某个物 种方面十分灵敏,特别是稀少昆虫物种的调查和保 护,有深入研究的潜力。

4.3 促进昆虫授粉

昆虫信息素另一个巨大价值是它们能增强昆虫 给显花植物授粉的能力。在自然界中,80%开花植 物物种需要动物为其授粉,而昆虫是最主要的媒介 (Klein et al., 2007)。但是,环境气候变化和设施农 业的推广已经改变了昆虫生存空间和传统的昆虫授 粉模式。如植物通过分泌一些昆虫信息素来吸引昆 虫授粉(Wang & Tan, 2019); 兰花属很多植物的授 粉昆虫都比较单一,在共进化过程中形成了特有引 诱昆虫的机制;疏花火烧兰 Epipactis veratrifolia 通 过释放巢菜修尾蚜 Megoura viciae 的信息素成分 α-蒎烯和β-月桂烯等来吸引巢菜修尾蚜为其授粉 (Stökl et al., 2011); 蜘蛛兰 Caladenia crebra 通过分 泌黄蜂 Campylothynnus flavopictus 的信息素甲硫基 苯酚来吸引分泌黄蜂为其授粉(Bohman et al., 2017);华石斛 Dendrobium sinense 通过分泌蜜蜂的 报警信息素成分(Z)-11-eicosen-1-ol来吸引蜜蜂的 捕食者山斑大头泥蜂 Philanthus triangulum 为其授 粉(Brodmann et al., 2009); 多毛板凳果 Pachysandra axillaris是一种冬季开花植物,中华蜜蜂喜欢为 其授粉的主要原因就是它的挥发物中乙酸苄酯比例 高,乙酸苄酯是中华蜜蜂报警信息素的成分,可以让 中华蜜蜂聚集(Wang & Tan, 2019)。基于这些研 究,可以提取或人工合成昆虫信息素来刺激昆虫的 授粉行为,这对改善生态环境和提高农作物、果蔬的 产量及品质方面有广泛的应用前景。

4.4 其他应用

昆虫信息素功能多样性决定了它们应用的广泛 性,很多与人们生活密切相关,效果也很显著。如意 大利蜜蜂在受到外界干扰时会释放报警信息素攻击 入侵者,但是烟雾可以抑制工蜂嗅觉受体接收报警 信息素,所以养蜂人在管理蜜蜂前用烟熏来降低蜜 蜂的攻击性(Visscher et al., 1995); 樟树 Cinnamomum camphora 是多年生常绿乔木,其根、茎、枝和叶 中富含樟脑和精油等成分,这些成分对昆虫有趋避 作用,人工提取或合成的樟脑被用于除螨、杀虫等日 常生活中(Guo et al., 2016);阿根廷蚁 Linepithema humile 在世界广泛扩散,其携带的病毒可危害多种 作物,在葡萄园中使用信息素可以降低蚂蚁的活动, 减少它们对葡萄的为害(Westermann et al., 2016); 在图书馆中,慕谷蛾 Tineola bisselliella、药材甲 Stegobium paniceum 和条斑窃蠹 Anobium punctatum 等对书籍和文物破坏严重,人工除虫难度很大,这些

地方又无法使用农药,利用信息素引诱除虫对图书保护效果显著(Querner et al., 2013)。所以说,昆虫信息素的功能是多方面的,合理利用将有利于人类生产和生活。

5 展望

在自然界中,昆虫是地球上种类最多、分布最广 的动物类群,与人类关系十分密切,研究昆虫的化学 语言对认识和改造自然具有重要意义。昆虫信息素 是其最主要的化学信号,研究者已经在不同昆虫中 发现超过3000种信息素。今后研究需对昆虫信息 素以下几个方面加以关注:第一,信息素识别和传递 的分子机制。昆虫释放的信息素要被其他同种个体 接收后才能发挥作用,当前很多信息素的识别和信 号传递机制还不清楚,这就影响了后续的应用研 究。第二,不同信息素的协同作用。信息素多种多 样,很多昆虫信息素又是多组分混合物,单一成分影 响比较容易分析,但是信息素混合物对昆虫的影响 就很复杂,需要综合分析。第三,信息素的田间应用 问题。自然环境比试验条件复杂,所以试验条件获 得的数据要经过实践才能进一步确定,而且不同环 境下信息素使用效果也不一样,只要将科研工作和 生产实践相结合才能使信息素使用效率最大化。第 四,信息素人工合成和转基因植物生成技术。人工 合成信息素对生态环境的影响较大,而通过萃取直 接从昆虫或植物中获得信息素的效率太低,目前已 经有通过转基因植物生成信息素,大大降低化学合 成对环境的影响。现在使用的信息素大都是人工合 成的,这与自然环境中的信息素成分、比例和物质结 构均有差异,而且使用量是昆虫释放的信息素几倍 甚至是几十倍,它们对生态环境的影响应给予考虑。

参考文献(References)

- Adams SA, Tsutsui ND. 2020. The evolution of species recognition labels in insects. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 375(1802): 20190476
- Alavez-Rosas D, Sánchez-Guillén D, Malo EA, Cruz-López L. 2019.
 (S)-2-heptanol, the alarm pheromone of the stingless bee *Melipona solani* (Hymenoptera, Meliponini). Apidologie, 50(3): 277–287
- Albre J, Liénard MA, Sirey TM, Schmidt S, Tooman LK, Carraher C, Greenwood DR, Löfstedt C, Newcomb RD. 2012. Sex pheromone evolution is associated with differential regulation of the same desaturase gene in two genera of leafroller moths. PLoS Genetics, 8(1): e1002489
- Alkema JT, Dicke M, Wertheim B. 2019. Context-dependence and the

- development of push-pull approaches for integrated management of *Drosophila suzukii*. Insects, 10(12): E454
- Bastin-Héline L, de Fouchier A, Cao S, Koutroumpa F, Caballero-Vidal G, Robakiewicz S, Monsempes C, François MC, Ribeyre T, Maria A, et al. 2019. A novel lineage of candidate pheromone receptors for sex communication in moths. eLife, 8: e49826
- Bates AJ, Sadler JP, Grundy D, Lowe N, Davis G, Baker D, Bridge M, Freestone R, Gardner D, Gibson C, et al. 2014. Garden and landscape-scale correlates of moths of differing conservation status: significant effects of urbanization and habitat diversity. PLoS ONE, 9(1): e86925
- Beale MH, Birkett MA, Bruce TJA, Chamberlain K, Field LM, Huttly AK, Martin JL, Parker R, Phillips AL, Pickett JA, et al. 2006. Aphid alarm pheromone produced by transgenic plants affects aphid and parasitoid behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103(27): 10509–10513
- Benelli G, Lucchi A, Thomson D, Ioriatti C. 2019. Sex pheromone aerosol devices for mating disruption: challenges for a brighter future. Insects, 10(10): E308
- Berg BG, Zhao XC, Wang G. 2014. Processing of pheromone information in related species of heliothine moths. Insects, 5(4): 742–761
- Bhatia V, Maisnam J, Jain A, Sharma KK, Bhattacharya R. 2014. Aphid-repellent pheromone *E-β*-farnesene is generated in transgenic *Arabidopsis thaliana* over-expressing farnesyl diphosphate synthase2. Annals of Botany, 115(4): 581–591
- Billeter JC, Wolfner MF. 2018. Chemical cues that guide female reproduction in *Drosophila melanogaster*. Journal of Chemical Ecology, 44(9): 750–769
- Bohman B, Phillips RD, Flematti GR, Barrow RA, Peakall R. 2017. The spider orchid *Caladenia crebra* produces sulfurous pheromone mimics to attract its male wasp pollinator. Angewandte Chemie, 56(29): 8455–8458
- Borden JH, Chong L, McLean JA, Slessor KN, Mori K. 1976. *Gnathot-richus sulcatus*: synergistic response to enantiomers of the aggregation pheromone sulcatol. Science, 192(4242): 894–896
- Bosa CF, Cruz-López L, Guillén-Navarro K, Zepeda-Cisneros CS, Liedo P. 2018. Variation in the cuticular hydrocarbons of the Mexican fruit fly *Anastrepha ludens* males between strains and age classes. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 99 (4): e21513
- Böttinger LC, Stökl J. 2020. Dispersal from natal patch correlates with the volatility of female sex pheromones in parasitoid wasps. Frontiers in Ecology and Evolution, 8: 557527
- Brandt K, Dötterl S, Fuchs R, Daniela Maria do Amaral Ferraz Navarro, Machado ICS, Dobler D, Reiser O, Ayasse M, Milet-Pinheiro P. 2019. Subtle chemical variations with strong ecological significance: stereoselective responses of male orchid bees to stereoisomers of carvone epoxide. Journal of Chemical Ecology, 45(5): 464–473
- Brodmann J, Twele R, Francke W, Luo YB, Song XQ, Ayasse M. 2009.

 Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination. Current Biology, 19(16): 1368–1372
- Brzozowski LJ, Gardner J, Hoffmann MP, Kessler A, Agrawal AA,

- Mazourek M. 2020. Attack and aggregation of a major squash pest: parsing the role of plant chemistry and beetle pheromones across spatial scales. Journal of Applied Ecology, 57(8): 1442–1451
- Butenandt A, Beckmann R, Stamm D, Hecker E. 1959. Uber den sexual-lockstoff des seidenspinners Bombyx mori: reindarstellung und konstitution. Zeitschrift für Naturforschung Part B: Chemie Biochemie Biophysik Biologie und Verwandten Gebiete, 14(4): 283–284
- Byers JA, Birgersson G, Francke W. 2013. Aggregation pheromones of bark beetles, *Pityogenes quadridens* and *P. bidentatus*, colonizing Scotch pine: olfactory avoidance of interspecific mating and competition. Chemoecology, 23(4): 251–261
- Chalissery JM, Renyard A, Gries R, Hoefele D, Alamsetti SK, Gries G. 2019. Ants sense, and follow, trail pheromones of ant community members. Insects, 10(11): E383
- Chu LA. 2020. Olfactory neurons in *Drosophila*. Journal of Neuroscience Research, 98(10): 1829–1830
- Cook SM, Khan ZR, Pickett JA. 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. Annual Review of Entomology, 52: 375–400
- Dong SH, Wen P, Zhang Q, Li XY, Tan K, Nieh J. 2017. Resisting majesty: *Apis cerana*, has lower antennal sensitivity and decreased attraction to queen mandibular pheromone than *Apis mellifera*. Scientific Reports, 7: 44640
- Du YZ, Grodowitz MJ, Chen J. 2019. Electrophysiological responses of eighteen species of insects to fire ant alarm pheromone. Insects, 10(11): E403
- Egea-Weiss A, Renner A, Kleineidam CJ, Szyszka P. 2018. High precision of spike timing across olfactory receptor neurons allows rapid odor coding in *Drosophila*. iScience, 4: 76–83
- Eisner T, Meinwald J. 1995. The chemistry of sexual selection. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 92(1): 50–55
- Faraone N, Hillier NK, Cutler GC. 2016. Collection of host-marking pheromone from *Rhagoletis mendax* (Diptera: Tephritidae). The Canadian Entomologist, 148(5): 552–555
- Ferveur JF, Cobb M, Boukella H, Jallon JM. 1996. World-wide variation in *Drosophila melanogaster* sex pheromone: behavioural effects, genetic bases and potential evolutionary consequences. Genetica, 97(1): 73–80
- Gago R, Allison JD, McElfresh JS, Haynes KF, McKenney J, Guerrero A, Millar JG. 2013. A tetraene aldehyde as the major sex pheromone component of the promethea moth (*Callosamia promethea* (Drury)). Journal of Chemical Ecology, 39(10): 1263–1272
- Galizia CG, Sachse S, Rappert A, Menzel R. 1999. The glomerular code for odor representation is species specific in the honeybee *Apis mellifera*. Nature Neuroscience, 2(5): 473–478
- Gauthier N, Monge JP. 1999. Could the egg itself be the source of the oviposition deterrent marker in the ectoparasitoid *Dinarmus basalis*? Journal of Insect Physiology, 45(4): 393–400
- Gong ZW, Wang C, Dong SH, Zhang XW, Wang YH, Hu ZW, Tan K.
 2017. High concentrations of the alarm pheromone component, isopentyl acetate, reduces foraging and dancing in *Apis mellifera*

- ligustica and Apis cerana cerana. Journal of Insect Behavior, 30 (2): 188–198
- Guo SS, Geng ZF, Zhang WJ, Liang JY, Wang CF, Deng ZW, Du SS. 2016. The chemical composition of essential oils from *Cinnamo-mum camphora* and their insecticidal activity against the stored product pests. International Journal of Molecular Sciences, 17 (11): E1836
- Harari AR, Zahavi T, Steinitz H. 2015. Female detection of the synthetic sex pheromone contributes to the efficacy of mating disruption of the European grapevine moth, *Lobesia botrana*. Pest Management Science, 71(2): 316–322
- Hefetz A. 2019. The critical role of primer pheromones in maintaining insect sociality. Journal of Biosciences, 74(9/10): 221–231
- Hölldobler B, Morgan ED, Oldham NJ, Liebig J. 2001. Recruitment pheromone in the harvester ant genus *Pogonomyrmex*. Journal of Insect Physiology, 47(4/5): 369–374
- Howard RW, Blomquist GJ. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. Annual Review of Entomology, 50: 371–393
- Huettel RN. 1986. Chemical communicators in nematodes. Journal of Nematology, 18(1): 3–8
- Jefferis GSXE, Potter CJ, Chan AM, Marin EC, Rohlfing T, Maurer CR Jr., Luo LQ. 2007. Comprehensive maps of *Drosophila* higher olfactory centers: spatially segregated fruit and pheromone representation. Cell, 128(6): 1187–1203
- Jiang Y, Lei CL, Zhang ZN. 2002. The aggregation pheromones of insects. Acta Entomologica Sinica, 45(6): 822-832 (in Chinese) [姜勇, 雷朝亮, 张钟宁. 2002. 昆虫聚集信息素. 昆虫学报, 45 (6): 822-832]
- Karlson P, Lüscher M. 1959. 'pheromones': a new term for a class of biologically active substances. Nature, 183(4653): 55–56
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274(1608): 303–313
- Korb J. 2018. Chemical fertility signaling in termites: idiosyncrasies and commonalities in comparison with ants. Journal of Chemical Ecology, 44(9): 818–826
- Kurtovic A, Widmer A, Dickson BJ. 2007. A single class of olfactory neurons mediates behavioural responses to a *Drosophila* sex pheromone. Nature, 446(7135): 542–546
- Larsson MC. 2016. Pheromones and other semiochemicals for monitoring rare and endangered species. Journal of Chemical Ecology, 42(9): 853–868
- Larsson MC, Hedin J, Svensson GP, Tolasch T, Francke W. 2003. Characteristic odor of *Osmoderma eremita* identified as a male-released pheromone. Journal of Chemical Ecology, 29(3): 575–587
- Le Conte Y, Bécard JM, Costagliola G, de Vaublanc G, Maâtaoui ME, Crauser D, Plettner E, Slessor KN. 2006. Larval salivary glands are a source of primer and releaser pheromone in honey bee (*Apis mellifera* L.). Naturwissenschaften, 93(5): 237–241
- Leal WS. 2013. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. Annual Review of Ento-

- mology, 58: 373-391
- Li YY, Lu YY, Lu M, Wei HY, Chen L. 2018. HPLC separation of 2-ethyl-5(6)-methylpyrazine and its electroantennogram and alarm activities on fire ants (*Solenopsis invicta* Buren). Molecules, 23 (7): 1661
- Liénard MA, Hagström AK, Lassance JM, Löfstedt C. 2010. Evolution of multicomponent pheromone signals in small ermine moths involves a single fatty-acyl reductase gene. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107 (24): 10955–10960
- Liu YP, Liu Y, Jiang XC, Wang GR. 2018. Cloning and functional characterization of three new pheromone receptors from the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Journal of Insect Physiology, 107: 14–22
- Liu ZD, Xin YC, Xu BB, Raffa KF, Sun JH. 2016. Sound-triggered production of antiaggregation pheromone limits overcrowding of Dendroctomus valens attacking pine trees. Chemical Senses, 42 (1): 59-67
- Ma T, Huang ZJ, Zhu Y, Lin N, Xiao Q, He YR, Wen XJ. 2019. Progress in sex pheromone components in geometrid species (Lepidoptera: Geometridae) and their applications. Scientia Silvae Sinicae, 55(5): 152–162 (in Chinese) [马涛, 黄志嘉, 朱映, 林娜, 肖强, 何余容, 温秀军. 2019. 尺蛾科昆虫性信息素组分特征及应用进展. 林业科学, 55(5): 152–162]
- Maisonnasse A, Lenoir JC, Beslay D, Crauser D, Le Conte Y. 2010. *E*- β -ocimene, a volatile brood pheromone involved in social regulation in the honey bee colony (*Apis mellifera*). PLoS ONE, 5(10): e13531
- Mas F, Jallon JM. 2005. Sexual isolation and cuticular hydrocarbon differences between *Drosophila santomea* and *Drosophila yakuba*. Journal of Chemical Ecology, 31(11): 2747–2752
- Millar JG, McElfresh JS, Romero C, Vila M, Marí-Mena N, Lopez-Vaamonde C. 2010. Identification of the sex pheromone of a protected species, the Spanish moon moth *Graellsia isabellae*. Journal of Chemical Ecology, 36(9): 923–932
- Mizunami M, Yamagata N, Nishino H. 2010. Alarm pheromone processing in the ant brain: an evolutionary perspective. Frontiers in Behavioral Neuroscience, 4: 28
- Mu LL, Li GQ. 2007. Recent advances in marking pheromones in predatory insects and mites. Journal of Plant Protection, 34(1): 96–102 (in Chinese) [慕莉莉, 李国清. 2007. 捕食性昆虫的标记信息素研究进展. 植物保护学报, 34(1): 96–102]
- Müller M, Buchbauer G. 2011. Essential oil components as pheromones: a review. Flavour and Fragrance Journal, 26(6): 357–377
- Munro HL, Gandhi KJK, Barnes BF, Montes CR, Nowak JT, Shepherd WP, Villari C, Sullivan BT. 2020. Electrophysiological and behavioral responses *Dendroctonus frontalis* and *D. terebrans* (Coleoptera: Curculionidae) to resin odors of host pines (*Pinus* spp.). Chemoecology, 30(5): 215–231
- Munro HL, Sullivan BT, Villari C, Gandhi KJK. 2019. A review of the ecology and management of black turpentine beetle (Coleoptera: Curculionidae). Environmental Entomology, 48(4): 765–783
- Mustaparta H. 1990. Chemical information processing in the olfactory system of insects. Physiological Reviews, 70(1): 199–245

- Okosun OO, Yusuf AA, Crewe RM, Pirk CWW. 2019. Tergal gland components of reproductively dominant honey bee workers have both primer and releaser effects on subordinate workers. Apidologie, 50(2): 173–182
- Peters L, Zhu-Salzman K, Pankiw T. 2010. Effect of primer pheromones and pollen diet on the food producing glands of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). Journal of Insect Physiology, 56 (2): 132–137
- Querner P, Simon S, Morelli M, Fürenkranz S. 2013. Insect pest management programmes and results from their application in two large museum collections in Berlin and Vienna. International Biodeterioration & Biodegradation, 84: 275–280
- Raina AK, Bland JM, Osbrink W. 2005. Hydroquinone is not a phagostimulant for the Formosan subterranean termite. Journal of Chemical Ecology, 31(3): 509–517
- Reinhard J, Lacey MJ, Ibarra F, Schroeder FC, Kaib M, Lenz M. 2002.
 Hydroquinone: a general phagostimulating pheromone in termites. Journal of Chemical Ecology, 28(1): 1–14
- Robert A, Peppuy A, Sémon E, Boyer FD, Lacey MJ, Bordereau C. 2004. A new C12 alcohol identified as a sex pheromone and a trail-following pheromone in termites: the diene (*Z*, *Z*)-dodeca-3, 6-dien-1-ol. Naturwissenschaften, 91(1): 34–39
- Rono E, Njagi PGN, Bashir MO, Hassanali A. 2008. Concentration-dependent parsimonious releaser roles of gregarious male pheromone of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. Journal of Insect Physiology, 54(1): 162–168
- Rosi MC, Isidoro N, Colazza S, Bin F. 2001. Source of the host marking pheromone in the egg parasitoid *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). Journal of Insect Physiology, 47(9): 989–995
- Rossi N, d' Ettorre P, Giurfa M. 2018. Pheromones modulate responsiveness to a noxious stimulus in honey bees. The Journal of Experimental Biology, 221(Pt5): jeb172270
- Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, Mori H, Endo Y, Tanoue S, Yasu-kochi Y, Touhara K, Nishioka T. 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silk-moth *Bombyx mori*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 101(47): 16653–16658
- Semmelmann F, Kabeya N, Malcicka M, Bruckmann A, Broschwitz B, Straub K, Merkl R, Monroig O, Sterner R, Ruther J, et al. 2019. Functional characterisation of two Δ12-desaturases demonstrates targeted production of linoleic acid as pheromone precursor in *Nasonia*. Journal of Experimental Biology, 222(10): 201038
- Silva MA, Bezerra-Silva GCD, Mastrangelo T. 2012. The host marking pheromone application on the management of fruit flies: a review. Brazilian Archives of Biology and Technology, 55(6): 835–842
- Slessor KN, Winston ML, Le Conte Y. 2005. Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.). Journal of Chemical Ecology, 31(11): 2731–2745
- Stelinski LL, Rodriguez-Saona C, Meyer WL. 2009. Recognition of foreign oviposition-marking pheromone in a multi-trophic context. Naturwissenschaften, 96(5): 585–592
- Stökl J, Brodmann J, Dafni A, Ayasse M, Hansson BS. 2011. Smells

- like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 278(1709): 1216–1222
- Stökl J, Steiger S. 2017. Evolutionary origin of insect pheromones. Current Opinion in Insect Science, 24: 36–42
- Sullivan BT, Shepherd WP, Pureswaran DS, Tashiro T, Mori KJ. 2007.

 Evidence that (+)-endo-brevicomin is a male-produced component of the southern pine beetle aggregation pheromone. Journal of Chemical Ecology, 33(8): 1510–1527
- Syed Z, Leal WS. 2008. Mosquitoes smell and avoid the insect repellent DEET. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105(36): 13598–13603
- Symonds MRE, Elgar MA. 2008. The evolution of pheromone diversity. Trends in Ecology & Evolution, 23(4): 220–228
- Symonds MRE, Gitau-Clarke CW. 2016. The evolution of aggregation pheromone diversity in bark beetles. Advances in Insect Physiology, 50: 195–234
- Szyszka P. 2014. Follow the odor. Science, 344(6191): 1454
- Szyszka P, Gerkin RC, Galizia CG, Smith BH. 2014. High-speed odor transduction and pulse tracking by insect olfactory receptor neurons. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111(47): 16925–16930
- Tang R, Zhang ZN. 2014. An overview of recent progress in lepidopteran pheromone researches. Chinese Journal of Applied Entomology, 51(5): 1149–1162 (in Chinese) [唐睿, 张钟宁. 2014. 鳞翅目昆虫的信息素研究新进展. 应用昆虫学报, 51(5): 1149–1162]
- Torto B, Boucias DG, Arbogast RT, Tumlinson JH, Teal PE. 2007. Multitrophic interaction facilitates parasite-host relationship between an invasive beetle and the honey bee. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104 (20): 8374–8378
- Traynor KS, Le Conte Y, Page RE Jr. 2014. Queen and young larval pheromones impact nursing and reproductive physiology of honey bee (*Apis mellifera*) workers. Behavioral Ecology and Sociobiology, 68(12): 2059–2073
- Valterová I, Martinet B, Michez D, Rasmont P, Brasero N. 2019. Sexual attraction: a review of bumblebee male pheromones. Journal of Biosciences, 74(9/10): 233–250
- Verheggen FJ, Mescher MC, Haubruge E, Moraes CM, Schwartzberg EG. 2008. Emission of alarm pheromone in aphids: a non-contagious phenomenon. Journal of Chemical Ecology, 34(9): 1146–1148
- Visscher PK, Vetter RS, Robinson GE. 1995. Alarm pheromone perception in honey bees is decreased by smoke (Hymenoptera: Apidae). Journal of Insect Behavior, 8(1): 11–18
- Vosshall LB, Wong AM, Axel R. 2000. An olfactory sensory map in the fly brain. Cell, 102(2): 147–159
- Wang ZB, Ma T, Mao TF, Guo HW, Zhou XG, Wen XJ, Xiao Q. 2018.
 Application technology of the sex pheromone of the tea geometrid *Ectropis grisescens* (Lepidoptera: Geometridae). International Journal of Pest Management, 64(4): 372–378

- Wang ZW, Tan K. 2019. Honey bee alarm pheromone mediates communication in plant-pollinator-predator interactions. Insects, 10 (10): 366
- Wanner KW, Nichols AS, Walden KK, Brockmann A, Luetje CW, Robertson HM. 2007. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(36): 14383–14388
- Weber DC, Khrimian A, Rice KB, Leskey TC, Rodriguez-Saona C, Nielsen AL, Blaauw BR. 2017. Chemical ecology of *Halyomor-pha halys*: discoveries and applications. Journal of Pest Science, 90(4): 989–1008
- Westermann FL, Bell VA, Suckling DM, Lester PJ. 2016. Synthetic pheromones as a management technique: dispensers reduce Linepithema humile activity in a commercial vineyard. Pest Management Science, 72(4): 719–724
- Wu F, Ma C, Han B, Meng LF, Hu H, Fang Y, Feng M, Zhang XF, Rueppell O, Li JK. 2019. Behavioural, physiological and molecular changes in alloparental caregivers may be responsible for selection response for female reproductive investment in honey bees. Molecular Ecology, 28(18): 4212–4227
- Wu F, Zhang L, Qiu YL, Li HL. 2021. Research progress of olfactory binding proteins in insects. Acta Entomologica Sinica, (4): 523–535 (in Chinese) [吴帆, 张莉, 邱一蕾, 李红亮. 2021. 昆虫嗅觉结合蛋白研究进展. 昆虫学报, (4): 523–535]
- Xiang HM, Chen Z, Li XW, Guo YQ, Li XC, Ma RY. 2019. Two terpenoids activates close mating behavior and enhances trap efficiency of sex pheromone of *Grapholita molesta*. Journal of Asia-Pacific Entomology, 22(4): 1109–1114
- Yan Q, Kanegae A, Miyachi T, Naka H, Tatsuta H, Ando T. 2015. Female sex pheromones of two Japanese saturniid species, *Rhodinia fugax* and *Loepa sakaei*: identification, synthesis, and field evaluation. Journal of Chemical Ecology, 41(1): 1–8
- Yi X, Zhao HM, Wang PD, Hu MY, Zhong GH. 2014. Bdor\Orco is important for oviposition-deterring behavior induced by both the volatile and non-volatile repellents in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). Journal of Insect Physiology, 65: 51–56
- Yu R, Yang S, Zhao YH, Ji LL. 2019. Overview of pheromone pesticide registration in China and abroad and policy suggestions. Pesticide Science and Administration, 40(10): 6–9, 20 (in Chinese) [于荣, 杨硕, 赵永辉, 嵇莉莉. 2019. 国内外信息素农药登记概况及登记政策建议. 农药科学与管理, 40(10): 6–9, 20]
- Zhang DD, Wang HL, Schultze A, Froß H, Francke W, Krieger J, Löfstedt C. 2016. Receptor for detection of a type II sex pheromone in the winter moth *Operophtera brumata*. Scientific Reports, 6: 18576
- Zheng LX, Wu LH, Yu L, Wu WJ, Wei HY. 2018. Advances in the research and application prospects of insect parapheromones. Journal of Plant Protection, 45(6): 1185–1193 (in Chinese) [郑丽霞, 吴兰花, 余玲, 吴伟坚, 魏洪义. 2018. 昆虫类信息素研究进展及应用前景. 植物保护学报, 45(6): 1185–1193]

(责任编辑:张俊芳)