

郭予元院士在棉花-害虫-天敌化学通讯研究中的学术贡献

——纪念郭予元院士诞辰 90 周年

单 双¹, 张 帅², 于惠林¹, 王桂荣^{1,3}, 张永军^{1*}

(1. 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;

2. 扬州大学植物保护学院, 扬州 225009; 3. 中国农业科学院深圳农业基因组研究所, 深圳 518120)

摘要 20 世纪 90 年代棉铃虫大暴发, 我国棉花产业和经济遭受重大损失, 郭予元院士带领团队研究人员, 深入探究棉铃虫的发生规律和控制策略, 揭示了棉铃虫迁飞扩散规律及其与寄主植物互作关系, 明确了转基因抗虫棉花生物安全和靶标害虫抗性机制, 解析了棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养间的化学通讯机制, 使得大灾之年棉铃虫为害得到有效控制, 并对促进我国农业昆虫学基础研究起到了重要的学科引领作用。其中, 对棉花-棉铃虫-中红侧沟茧蜂三级营养间化学通讯机制的研究, 开创了棉铃虫治理新思路和新途径。本文回顾了郭予元院士在该领域研究中做出的重要贡献, 主要包括棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养通讯间关键挥发性化合物的鉴定, 棉铃虫及其寄生性天敌中红侧沟茧蜂嗅觉行为分子机制的研究, 棉花虫害诱导关键挥发物生物合成机制的探索, 及基于三级营养关系设计昆虫行为调控剂在棉铃虫综合治理中的应用。上述研究成果为阐明棉铃虫及夜蛾科昆虫、中红侧沟茧蜂等膜翅目天敌寻找寄主的化学通讯机制奠定了坚实基础, 为设计害虫绿色防控策略提供了新方向。

关键词 郭予元; 棉花; 棉铃虫; 中红侧沟茧蜂; 化学通讯

中图分类号: S 435. 622 文献标识码: A DOI: 10. 16688/j. zwbh. 2022698

Contribution of Academician Guo Yuyuan to the study of chemical communication among cotton-insect pests-natural enemies

——To commemorate the 90th anniversary of the birth of Academician Guo Yuyuan

SHAN Shuang¹, ZHANG Shuai², YU Huilin¹, WANG Guirong^{1,3}, ZHANG Yongjun^{1*}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. College of Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 3. Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, China)

Abstract The outbreak of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), in the 1990s caused great losses to China's cotton industry and economy. Academician Guo Yuyuan led the research team to carry out a series of studies, including deeply exploring the occurrence law and control strategy of cotton bollworm, revealing the migration and distribution regularity of cotton bollworm and its interaction with host plants, analyzing the chemical communication mechanism in tritrophic interactions among cotton, cotton bollworm, and parasitoid *Microplitis mediator*, and clarifying the biosafety of transgenic insect-resistant cotton and the resistance mechanism of target pests, which effectively controlled the damage of cotton bollworm, and played an important role in leading the discipline in promoting the basic research of agricultural entomology in China. The research on the chemical communication mechanism among the tritrophic interactions of cotton, cotton bollworm and parasitoid has created a new strategy to control cotton bollworm. This paper reviews the important contributions made by Academician Guo Yuyuan in the research of this field, mainly including identification of key volatile

收稿日期: 2022-11-07 修订日期: 2022-11-14

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD0300100); 国家自然科学基金(31972338)

* 通信作者 E-mail: yizhang@ippcaas.cn

compounds among the tritrophic interactions, research on the olfactory mechanism of cotton bollworm and parasitoid, synthesis mechanism of key herbivore-induced plant volatiles, and application of insect behavior regulators based on the finding in the integrated management of cotton bollworm. The above research has laid a good foundation for elucidating the chemical communication mechanism of noctuidae insects and Hymenopteran natural enemies in searching for their hosts, and provided a new direction for designing efficient strategies for biological pest control.

Key words Guo Yuyuan; cotton; *Helicoverpa armigera*; *Microplitis mediator*; chemical communication

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 是亚洲、欧洲、非洲和大洋洲的许多国家农作物上的重要害虫,因其具有寄主范围广、繁殖潜能大、种群能远距离迁移和对环境适应力强等特点,条件适宜时常大面积暴发成灾,造成棉花、玉米、花生、豆类、蔬菜、花卉的严重损失,其中以棉花遭受的损失最大。我国是世界植棉大国,植棉业是农业支柱性产业,对国民经济发展至关重要。1990 年以来,棉铃虫在黄河和长江流域等我国主要棉区连续 4 年大发生。特别是 1992 年,在山东、河北、河南等重灾区,棉花因棉铃虫减产达 50% 以上,全国棉花总产减少 1/3^[1]。棉铃虫的空前猖獗,受到党和政府的高度重视,亟须植物保护工作者提出控制棉铃虫灾害的有效办法,以保证我国棉花产业稳定发展。郭予元院士带领课题组研究人员,通过多年努力、协同攻关,掌握了棉铃虫在不同棉花生态区的发生特点,组建了适用于不同生态区的棉铃虫综合防治体系和配套关键防治技术。该套棉铃虫综合防治关键技术于 1993 年、1994 年全国性控制棉铃虫灾、保证棉花丰收的防治战役中发挥了重要作用,1993 年后在全国棉铃虫防治中成功推广应用,并被列为国家“八五”科技攻关重大成果^[1]。

郭予元院士认为,为了使防治棉铃虫工作有足够的后劲和可持续性,在开展棉铃虫防治技术研究的同时,还应加强棉铃虫发生规律和防治对策的基础性研究,他带领课题组成员,用有限的经费努力改进研究条件,跟踪国际前沿,综合运用生态学、生物化学、分子生物学和电生理学等先进技术,在棉铃虫迁飞及地理区划、常规和转基因棉花抗虫性的生理、生化及遗传机制、棉铃虫抗药性机制和害虫-寄主化学通讯等方面取得突破性进展,对我国兼性迁飞性害虫基础研究的发展有重要促进作用,研究成果得到了国内外同行的高度评价和重视,并获得农业部和国家科技进步奖等荣誉。

“化学通讯是生命的基本属性”,郭予元院士生前经常这样讲,现在接续团队也时时传承这个理念。研究植物-害虫-天敌三重营养关系的化学通讯,对

解析植物挥发性信息分子的基因调控、气味信息化合物在寄主植物、植食性害虫和天敌间的调控作用、昆虫化学感受以及行为响应等机制都具有重要指导意义。郭予元院士带领团队成员开展了棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养间化学通讯机制引领性研究。采用微量样品采集、气相色谱-昆虫触角电位测量系统(gas chromatography-electroantennographic detection, GC-EAD)和气相色谱-质谱联用仪(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)等先进技术鉴定了不同棉花品种和棉铃虫为害后等不同处理棉花释放挥发性物质的组分和含量,分析了棉铃虫及其寄生天敌中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* (Haliday)对挥发性信息化合物的行为反应,筛选和设计了对棉铃虫及侧沟茧蜂具有诱控作用的挥发物的成分和比例;率先开展了棉铃虫和中红侧沟茧蜂化学感受系统的嗅觉识别机制研究,克隆了各类化学感受相关蛋白,阐明了相关蛋白的化学感受功能特性,构建了基于植物与昆虫化学通讯链条的昆虫行为定向调控探索和实践体系,这些研究成果为棉花害虫的绿色防控开辟了新的道路。本文综述了郭予元院士在棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养间通讯机制研究中的学术贡献,以期更好地开展相关基础研究和害虫绿色防控应用策略创新,确保国家农业安全、经济健康发展。

1 解析棉花三级营养化学通讯,开创棉花害虫防控研究新篇章

害虫在寻找寄主植物的过程中,寄主植物释放的信息化合物发挥关键作用。不同世代棉铃虫具有在不同作物间迁移为害的习性,杨树枝把、玉米、花生、胡萝卜花等对棉铃虫具有较强的诱集作用,棉田间作油菜、玉米可减轻棉铃虫对棉花的为害。鉴于对棉铃虫迁移取食为害习性的化学生态学机制以及棉铃虫感知寄主植物挥发物的嗅觉行为缺乏系统研究,1995 年起,郭予元院士带领研究团队开始了对寄主植物信息化合物与害虫行为关系的探索^[2]。1997 年,测定了棉铃虫成虫对不同寄主植物不同组

织器官挥发油的触角电生理及行为趋向反应,发现在花生、玉米花丝及棉花顶尖挥发油中含有可刺激棉铃虫选择性产卵的信息化合物,棉蕾、棉花叶、玉米花丝、花生的挥发油均具有一定的诱蛾活性^[3],该研究为将寄主植物挥发性信息物纳入棉铃虫综合治理框架奠定了基础。

为了进一步明确棉花中哪些挥发性化合物在吸引棉铃虫过程中发挥重要作用,郭予元院士率领团队采用 GC-MS、电子鼻等技术,先后对室内和田间条件下不同处理棉花及转基因 Bt 棉的挥发性物质进行了鉴定。发现棉花植株现蕾期前,叶片中挥发性物质以 α -蒎烯为主,而现蕾后,蕾、花和铃中主要以 β 月桂烯为主,这种主成分比例的变化可能是造成棉铃虫逐渐向棉田转移为害的原因之一。被棉铃虫为害后,棉花部分萜类化合物如 α -蒎烯、 β -蒎烯和 β 月桂烯释放量明显增高,还会释放特异的虫害诱导挥发物 3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯等。另外发现外源 Bt 杀虫蛋白表达对棉花自身主要挥发性物质的生物合成不会造成不利影响,因此转基因 Bt 棉对植物-害虫-天敌间的化学信息传递潜在负面影响较小^[4-6]。上述研究为科学运用植物化学信息物质进行棉田害虫的综合治理提供了理论依据。

中红侧沟茧蜂 *M. mediator* 是一种寄主范围非常广泛的内寄生蜂,是棉铃虫的重要天敌,田间对棉铃虫的平均寄生率可达 22.9% 以上,在棉铃虫生物防治中扮演非常重要的角色^[7]。植物挥发性信息化合物等寄主相关信号在寄生性天敌定位寄主栖境、搜寻寄主以及产卵等行为中具有重要作用。为了明确寄主植物挥发物在棉花-棉铃虫-中红侧沟茧蜂三级营养间的调控功能,郭予元院士团队研究了棉铃虫幼虫取食为害、水杨酸诱导、机械损伤等不同处理棉花植株挥发物的变化以及对中红侧沟茧蜂寄主搜寻行为的影响,发现棉铃虫取食为害和水杨酸诱导处理的棉花对中红侧沟茧蜂具有显著的引诱作用,而这些棉花中的萜类化合物 α -蒎烯、 β -蒎烯和 β 月桂烯含量明显增加,该研究为提高天敌的利用效率和设计棉花害虫综合治理新策略提供了理论支撑^[5]。为了回答引诱中红侧沟茧蜂的具体活性组分是什么,郭予元院士团队通过 GC-EAD 测试发现,虫害诱导处理棉花释放的 7 种化合物组分可引起中红侧沟茧蜂触角强烈的电生理反应,其中 3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯和 (*Z*)-3-己烯乙酸酯是含

量最高的组分。室内行为测试表明,3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯、(*Z*)-3-己烯乙酸酯和壬醛对中红侧沟茧蜂具有吸引作用。在田间条件下,设置 3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯诱芯的田块较未处理田块,棉铃虫幼虫被中红侧沟茧蜂寄生率提高 20.22%,这些活性化合物在天敌保育利用的综合防治策略中具有十分重要的应用潜力^[8]。此外还发现,1~2 龄棉铃虫幼虫对中红侧沟茧蜂有显著的引诱作用,而不同龄期棉铃虫幼虫为害处理棉株对中红侧沟茧蜂引诱作用的相对顺序为:5 龄为害植株 > 2、4 龄为害植株 > 1、3 龄为害植株,这些研究结果可为中红侧沟茧蜂在生物防治中的适时应用提供理论指导和实践依据^[9]。

郭予元院士团队前期发现棉花被棉铃虫幼虫取食为害后会被诱导释放以萜烯类物质为主的挥发物,这些挥发物对棉铃虫天敌中红侧沟茧蜂具有显著的引诱作用,而活性挥发物在棉花植株内的生物合成及调控是决定其释放量的重要因素。因此,2011 年起,郭予元院士团队开展了对棉花萜烯类化合物关键合成酶的鉴定和功能研究^[10-11]。早期测定到棉花被棉铃虫取食不同时间后有 1 969 个转录本表达量发生变化,其中与间接防御和茉莉酸途径相关的基因明显增多,且诱导前后,脂氧合酶衍生的绿叶挥发物和一些萜类挥发物释放量和种类存在显著差异,表明为了防御棉铃虫的侵扰,棉花植株相关基因的转录水平以及释放挥发物的种类和含量都发生了巨大变化^[12]。随后,郭予元院士团队鉴定到了棉花内重要的萜烯类化合物合成酶 GhTPS1~14,并明确了 GhTPS1/2/4/5/6/10/11/12/14/15 是合成棉花重要虫害诱导挥发物 (*E*)- β -石竹烯、 α -蒎烯、 β -蒎烯、 β -月桂烯和芳樟醇等的关键合成酶^[13-15]。另外体外表达及功能表征了棉花中催化重要虫害诱导挥发物 (*E*)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 (DMNT) 和 (*E*)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯 (TMTT) 合成的 2 个 P450 蛋白, GhCYP82L1 和 GhCYP82L2,并且发现 DMNT 和 TMTT 对中红侧沟茧蜂和红颈常室茧蜂 *Peristenus spretus* 具有电生理活性,行为研究进一步发现两种寄生蜂雌虫都可被 DMNT 和 TMTT 吸引^[16]。以上研究揭示了棉花中萜烯类化合物的合成机制以及这些化合物对天敌行为的潜在影响,同时为探索利用转基因植物进行功能挥发物的合成调控在农业害虫绿色防控中的实践应用提供了理论指导。

2 构建昆虫化学感受分子通讯网络,布局棉花害虫化学通讯研究新高地

昆虫依靠其灵敏的嗅觉系统识别环境中的化学信号以定位栖息地及食物源、识别交配对象和产卵地点、躲避天敌等。在植物-害虫-天敌三重营养关系的化学通讯中,昆虫嗅觉识别是十分重要的环节。触角是昆虫最主要的化学感受器官,触角化学感器内的各类化学感受相关蛋白如气味结合蛋白(odorant-binding proteins, OBPs)、化学感受蛋白(chemosensory proteins, CSPs)、感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane proteins, SNMPs)、气味受体(odorant receptors, ORs)和离子型受体(ionotropic receptors, IRs)等在昆虫识别环境中的信息化合物过程中发挥重要作用,明确昆虫嗅觉识别的分子机制,将为开发以昆虫化学感受为靶标的害虫防治新策略提供基础支撑。棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养关系化学通讯中,棉铃虫和侧沟茧蜂对相关挥发物的嗅觉识别,是三级营养关系间化学信息交流的关键环节,也是对植食性害虫和天敌昆虫进行行为调控的重要方向。鉴于此,郭予元院士带领团队基于反向化学生态学理念,对棉铃虫、中红侧沟茧蜂等昆虫的嗅觉分子机制开展了系统研究。

在棉铃虫嗅觉机制研究方面,通过扫描电镜技术观察了棉铃虫触角的超微结构^[2,17-18]。2001年采用cDNA末端快速扩增(rapid-amplification of cDNA ends, RACE)技术,成功克隆到棉铃虫触角中第一个气味结合蛋白 GOBP1^[19]。此后,又先后从棉铃虫触角cDNA文库中克隆到了15个OBPs、7个CSPs、11个ORs、1个SNMP和1个鸟嘌呤核苷酸结合蛋白(G蛋白),并采用反转录-聚合酶链反应(reverse transcription-polymerase chain reaction, RT-PCR)、免疫定位等技术对上述基因的时空表达特性和感器定位进行了详细研究,发现多数基因为触角特异表达或显著高表达^[20-30]。用克隆的Gq蛋白 α 亚基做诱饵进行酵母双杂交筛选,共鉴定到了43个与其有相互作用的阳性克隆,其中包括性外激素结合蛋白、与分解气味分子有关的细胞色素氧化酶CO I、CO II,以及与分泌性外激素有关的促咽侧体素神经肽前体等,为Gq蛋白 α 亚基参与气味信号传导与降解提供了证据^[31]。在大肠杆菌系统中成功表达了3个性信息素结合蛋白PBP1~PBP3、2个普通气味结合蛋白OBP2和OBP5、2个

化学感受蛋白CSP5和CSP6及1个感觉神经元膜蛋白SNMP^[20,24,26,28-29,32-33]。荧光竞争结合试验表明,PBP1~PBP3对棉铃虫性信息素Z11-16:Ald、Z9-16:Ald等组分具有结合作用,OBP5可识别(E)- β -法尼烯、丁酸乙酯等植物挥发物,CSP5参与识别棉花挥发物而CSP6对醛类及萜烯类等气味小分子具有较强的结合能力^[29,32-33]。通过蛋白结构预测和分子对接,确定了PBP1、PBP2和OBP5识别靶标棉铃虫性信息素和相应配体的关键结合位点^[34]。随着二代测序技术的发展,团队从棉铃虫触角转录本中挖掘到了更多化学感受相关基因,共鉴定出了47个ORs、12个IRs、26个OBPs、12个CSPs^[35]。使用RNA干扰技术结合电生理和行为学试验进一步在活体内证明了性信息素结合蛋白PBP1和PBP2对主要性信息素组分Z11-16:Ald的识别作用^[36]。上述研究结果为明确棉铃虫化学感受相关蛋白功能、阐明棉铃虫识别棉花等寄主的嗅觉机制以及研发基于嗅觉相关蛋白为靶标的高效诱杀剂和驱避剂提供了研究基础。

在中红侧沟茧蜂嗅觉机制研究方面,通过扫描电镜和透射电镜技术观察了中红侧沟茧蜂触角感器内、外部超微结构^[37]。2009年—2014年,从中红侧沟茧蜂触角文库中鉴定、分离出10个OBPs、14个ORs、1个CSP和1个Gq蛋白 β 亚基,其中以触角高表达基因居多^[38-43]。荧光竞争结合试验表明,CSP1参与中红侧沟茧蜂对水杨酸甲酯、戊烷、罗勒烯和叶醇等植物挥发物的识别过程^[44];中红侧沟茧蜂OBP1~OBP10都可结合 β -紫罗兰酮,OBP2对芳香化合物具有较强亲和力,OBP4和OBP6可结合萜类化合物,OBP8~OBP10可结合壬烷、法尼醇、橙花醇、壬醛、乙酸乙酯和法尼烯等植物挥发物,且上述挥发物除橙花醇和乙酸乙酯外对中红侧沟茧蜂成虫均具有行为活性^[42,45]。2015年后,结合两次触角转录组测序数据和生物信息学分析,在中红侧沟茧蜂触角中又鉴定到了大量的化学感受相关新蛋白,包括155个ORs、17个IRs、2个GRs、10个OBPs、2个CSPs和2个Niemann-Pick C2型(NPC2)蛋白^[46-50]。通过荧光原位杂交和免疫组化技术明确了IR8a、OR“R”亚家族中的6个成员(OR98,OR124,OR125,OR126,OR131和OR155)、CSP3、NPC2a在触角中的分布特点和共表达情况^[47-50]。荧光竞争结合试验结果显示,CSP1可结合绿叶气味、萜烯类和杂环类气味如叶醇、罗勒

烯和 3,4-二甲基苯甲醛等, CSP2 主要结合反-2-己烯醛、柠檬醛、3,4-二甲基苯甲醛、苯甲醛和水杨酸甲酯等植物挥发物, CSP3 在结合 TMTT、DMNT、丁酸乙酯、水杨酸甲酯、油酸和棕榈酸等植物挥发物和低挥发性物质的同时还对 3 种夜蛾科昆虫性信息素(Z11-16:OH, Z11-16:Ald, E11-14:Ac) 有很强的亲和能力, NPC2a 可结合 4-乙基苯甲醛、3,4-二甲基苯甲醛、 β -紫罗兰酮和芳樟醇等 7 种棉花挥发物组分^[44, 49-50]。此外, 还发现中红侧沟茧蜂足部高表达的 OBP19 对非挥发性植物次生物质包括棉酚、硫酸小檗碱、槲皮素和单宁等具有较强的结合能力, 推测 OBP19 主要参与中红侧沟茧蜂足部的味觉识别过程^[51]。上述研究结果为全面揭示中红侧沟茧蜂化学感受相关蛋白功能、明确其识别寄主相关信息化合物的嗅觉机制、研发天敌保育利用新策略提供了理论依据。

3 设计昆虫化学通讯行为调控新技术, 谋划棉花害虫绿色防控新方向

在研究棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养间化学通讯机制过程中, 郭予元院士带领团队开展了对植物气味化合物合成调控、昆虫化学感受蛋白定向敲除和昆虫行为调控剂靶向设计等昆虫化学通讯行为调控技术的研究, 这些新技术和新产品为棉花害虫的高效绿色防控提供了坚实条件保障。

在植物挥发物基因调控方面, 郭予元院士团队成功克隆并功能验证了棉花内大量参与萜烯类物质合成的关键基因, 选取芳樟醇合成酶基因 *GhTPS12* 转入烟草中, 成功获得了超表达 *GhTPS12* 的转基因烟草。转基因植株可释放大量的芳樟醇, 棉铃虫雌虫在转基因植株上的产卵量仅为在常规植株产卵量的 51.5%, 而蚜虫也更偏向取食野生型植株叶片。如今, 芳樟醇合成酶基因 *GhTPS12* 已经成功转入棉花并获得高挥发芳樟醇种质材料。通过基因调控或转基因技术选育萜烯类高挥发的作物种质材料, 将有助于多措并举协调利用提升害虫和天敌的生态调控作用^[13-16]。

在昆虫化学感受调控方面, 郭予元院士团队选取气味受体共受体基因 *Orco* 为靶标, 向中红侧沟茧蜂腹部注射 *Orco* 的 dsRNA 片段, 当 *Orco* 基因表达下调后, 处理组中红侧沟茧蜂对壬醛和法尼烯这两种植物挥发物的电生理反应显著减小、行为趋性和选择速度显著降低^[52]。信息素结合蛋白 PBP 在昆

虫性信息素识别中起关键作用, 棉铃虫性信息素结合蛋白 PBP1 和 PBP2 可识别其主要性信息素组分 Z11-16:Ald, 当通过 RNA 干扰(RNA interference, RNAi) 将 *PBP1* 和 *PBP2* 基因表达水平同时下调, 与对照组相比, 干扰后的雄蛾对 Z11-16:Ald 的电生理反应和行为趋向均降低了 50% 左右^[36]。上述实践证明了 RNAi 技术在中红侧沟茧蜂和棉铃虫化学通讯行为调控中的可行性, 同时也为设计中红侧沟茧蜂行为调控剂和棉铃虫性信息素识别 RNAi 阻断剂提供了分子靶标。

在昆虫行为调控剂研发方面, 郭予元院士团队发现, 在田间设置虫害诱导挥发物 3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯诱芯的田块较未处理田块棉铃虫幼虫被中红侧沟茧蜂寄生率提高 20.22%^[8]。通过行为学试验大规模测试了 60 种挥发性气味物质对中红侧沟茧蜂的行为活性, 最终筛选出 3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯和(Z)-3-己烯乙酸酯两种组分对中红侧沟茧蜂的引诱活性最高^[53], 基于此, 研究团队设计了中红侧沟茧蜂、红颈常室茧蜂等天敌保育引诱剂, 并获得专利授权。研究团队还在田间测试了 7 种虫害诱导挥发物及其混合物对棉田害虫以及 7 种主要天敌昆虫的引诱作用, 发现如七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 被(Z)-3-乙酸己烯酯显著引诱, 辛醛对黑食蚜盲蝽 *Deraeocoris punctulatus* 具有明显的吸引作用等^[54]。以上昆虫化学通讯行为调控新技术和新产品的应用实践, 开辟了面向产业需求解决棉花害虫绿色防控课题的新路径。

本文综述了郭予元院士带领团队在棉花-棉铃虫-侧沟茧蜂三级营养间化学通讯机制研究中做出的重要贡献, 同样的研究方法和策略也在其他昆虫如绿盲蝽 *Apolygus lucorum*、小地老虎 *Agrotis ipsilon*、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 以及多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 等研究中得到了广泛运用^[55-68], 这些研究在农业安全生产中具有重要的指导意义。团队在后续研究中, 继承和发展郭予元院士学术思想, 在棉花-害虫-天敌三级营养间的化学通讯机制研究中创新突破, 取得了一系列标志性科研成果。接续团队通过转基因策略和合成生物学技术成功培育了对棉花害虫和天敌嗅觉行为具有调控功能的萜烯类高挥发作物种质材料, 利用生物信息学、体外表达、RNAi、基因编辑以及单感器记录等电生理和行为学等技术解析了重要昆虫化学感受相关受体在棉花害虫及天敌昆虫化学通

讯中的调控功能,设计了基于嗅觉受体为靶标的嗅觉行为调控剂并在田间进行了大量应用实践^[69-87]。随着分子生物学、神经生物学、合成生物学、生物信息学以及人工智能等新型技术的迅猛发展,昆虫化学通讯的研究与其他学科交叉融合日趋深入,其实际应用也正朝着链条设计、靶标控制、精准行为等方向稳步发展,我国的昆虫化学生态学研究水平已处于世界前列。响应科教兴国战略,对标四个面向,新时代植保工作者将继续传承并发扬以郭予元院士为代表的老一辈科学家的科学精神,为国家生物安全、粮食安全、生态安全和人民生命安全做出新的更大贡献。

参考文献

- [1] 郭予元. 棉铃虫的研究[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 1-2.
- [2] 丁红建, 郭予元. 寄主植物它感化合物与害虫行为的关系及其利用[J]. 植物保护, 1995, 21(5): 33-35.
- [3] 丁红建, 郭予元, 吴才宏. 棉铃虫蛾对寄主植物挥发性油的嗅觉电生理及行为反应[J]. 昆虫学报, 1997, 40(S1): 66-72.
- [4] 张永军, 徐广, 郭予元, 等. 转 Bt 基因棉花及其受体品种主要挥发性物质的测定[J]. 生态学报, 2001, 21(12): 2051-2056.
- [5] 于惠林, 张永军, 孙国军, 等. 棉铃虫天敌中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 对不同处理棉花的趋性行为反应[J]. 应用与环境生物学报, 2006, 12(6): 809-813.
- [6] 于惠林, 张永军, 潘文亮, 等. 田间条件下不同诱导棉花挥发性物质的鉴定[J]. 应用生态学报, 2007, 18(4): 859-864.
- [7] 李建成, 潘文亮, 张小风, 等. 棉田释放中红侧沟茧蜂对棉铃虫防治效果研究[C]//河北省植物保护研究进展——河北省植物保护学会 2004 年会员代表大会暨学术研讨会论文集. 2004: 192-195.
- [8] YU Huilin, ZHANG Yongjun, WYCKHUYS K A, et al. Electrophysiological and behavioral responses of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) to caterpillar-induced volatiles from cotton [J]. Environmental Entomology, 2010, 39(2): 600-609.
- [9] 潘洪生, 赵秋剑, 赵奎军, 等. 中红侧沟茧蜂对不同龄期棉铃虫幼虫及其为害棉株的趋性反应[J]. 昆虫学报, 2011, 54(4): 437-442.
- [10] 黄欣蒸, 武娟, 张永军, 等. 棉铃虫取食诱导棉花萜烯合酶基因的鉴定及功能分析[C]//中国植物保护学会 2011 年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2011: 765.
- [11] 武娟, 田文华, 齐放军, 等. 虫害胁迫棉花基因表达谱的生物信息学分析[C]//中国植物保护学会 2011 年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2011: 764.
- [12] HUANG Xinzhen, CHEN Jieyin, XIAO Haijun, et al. Dynamic transcriptome analysis and volatile profiling of *Gossypium hirsutum* in response to the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* [J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5: 11867. DOI: 10.3390/insects10030080.
- [13] 黄欣蒸, 武娟, 徐绮霞, 等. 棉花倍半萜合成酶基因 *GhTPS1* 的克隆及棉铃虫取食诱导表达谱分析[J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(4): 831-838.
- [14] HUANG Xinzhen, XIAO Yutao, KÖLLNER T G, et al. Identification and characterization of (*E*)- β -caryophyllene synthase and α/β -pinene synthase potentially involved in constitutive and herbivore-induced terpene formation in cotton [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 73: 302-308.
- [15] HUANG Xinzhen, XIAO Yutao, KÖLLNER T G, et al. The terpene synthase gene family in *Gossypium hirsutum* harbors a linalool synthase GhTPS12 implicated in direct defence responses against herbivores [J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41: 261-274.
- [16] LIU Danfeng, HUANG Xinzhen, JING Weixia, et al. Identification and functional analysis of two P450 enzymes of *Gossypium hirsutum* involved in DMNT and TMTT biosynthesis [J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(2): 581-590.
- [17] 丁红建, 吴才宏, 郭予元. 棉铃虫成虫触角感受器的超微结构[C]//“植物病虫害生物学研究进展”-植物病虫害生物学国家重点实验室研究论文选. 北京: 中国农业科学技术出版社, 1995: 188-195.
- [18] 王桂荣, 郭予元, 吴孔明. 棉铃虫触角感受器的超微结构观察[J]. 中国农业科学, 2002, 35(12): 1479-1482.
- [19] WANG Guirong, WU Kongming, GUO Yuyuan. Partial cloning and characterization of the cDNA of general odorant binding protein 1 gene in the antenna of *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Entomologia Sinica, 2001, 8(4): 289-297.
- [20] 王桂荣, 郭予元, 吴孔明. 棉铃虫普通气味结合蛋白 II 基因的表达及鉴定[J]. 昆虫学报, 2002, 45(3): 285-289.
- [21] 王桂荣, 吴孔明, 苏宏华, 等. 棉铃虫嗅觉受体基因的克隆及组织特异性表达[J]. 昆虫学报, 2005, 48(6): 823-828.
- [22] 王桂荣, 吴孔明, 郭予元. 编码棉铃虫化学感受蛋白 cDNA 的克隆及序列分析[J]. 中国农业科学, 2005, 38(11): 2233-2239.
- [23] WANG Guirong, WU Kongming, GUO Yuyuan. Cloning, expression and immunocytochemical localization of a general odorant-binding protein gene from *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2003, 33(1): 115-124.
- [24] WANG Guirong, WU Kongming, GUO Yuyuan. Molecular cloning and bacterial expression of pheromone binding protein in the antennae of *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2004, 57(1): 15-27.
- [25] 苏宏华, 王桂荣, 吴孔明, 等. 棉铃虫 Gq 蛋白 α 亚基基因的克隆及组织特异性表达[J]. 中国农业科学, 2006, 39(4): 734-740.
- [26] 苏宏华, 王桂荣, 张永军, 等. 棉铃虫感觉神经元膜蛋白基因克隆和表达[J]. 昆虫学报, 2007, 50(1): 7-13.
- [27] 张帅, 张永军, 苏宏华, 等. 棉铃虫气味受体的克隆与组织特

- 异性表达[J]. 昆虫学报, 2009, 52(7): 728-735.
- [28] 张帅, 张永军, 苏宏华, 等. 棉铃虫信息素结合蛋白 2 cDNA 的克隆、表达与组织特异性表达[J]. 中国农业科学, 2009, 42(7): 2359-2365.
- [29] 张天涛, 邹朗云, 李科明, 等. 棉铃虫化学感受蛋白 HarmC-SP6 二聚体的组织表达分析及气味结合特征[J]. 昆虫学报 2011, 54(6): 615-622.
- [30] ZHANG Tiantao, GU Shaohua, WU Kongming, et al. Construction and analysis of cDNA libraries from the antennae of male and female cotton bollworms *Helicoverpa armigera* (Hübner) and expression analysis of putative odorant-binding protein genes [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2011, 407(2): 393-399.
- [31] SU Honghua, WANG Guirong, ZHANG Yongjun, et al. Screening of proteins interacting with Gq α by yeast two-hybrid technique in the antenna of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Acta Entomologica Sinica, 2010, 53(12): 1339-1344.
- [32] ZHANG Tiantao, MEI Xiangdong, FENG Jinian, et al. Characterization of three pheromone-binding proteins (PBPs) of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and their binding properties [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 58(7): 941-948.
- [33] ZHANG Tiantao, WANG Weixuan, ZHANG Ziding, et al. Functional characteristics of a novel chemosensory protein in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(5): 853-861.
- [34] ZHANG Tiantao, WANG Weixuan, GU Shaohua, et al. Structure, binding characteristics, and 3D model prediction of a newly identified odorant-binding protein from the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2012, 11(3): 430-438.
- [35] LIU Yang, GU Shaohua, ZHANG Yongjun, et al. Candidate olfaction genes identified within the *Helicoverpa armigera* antennal transcriptome [J/OL]. PLoS ONE, 2012, 7(10): e48260. DOI: 10.1371/journal.pone.0048260.
- [36] DONG Kun, SUN Liang, LIU Jingtao, et al. RNAi-induced electrophysiological and behavioral changes reveal two pheromone binding proteins of *Helicoverpa armigera* involved in the perception of the main sex pheromone component Z11-16: Ald [J]. Journal of Chemical Ecology, 2017, 43(2): 207-214.
- [37] 李科明, 张永军, 吴孔明, 等. 中红侧沟茧蜂触角超微结构 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(17): 3522-3530.
- [38] 张帅, 张永军, 苏宏华, 等. 中红侧沟茧蜂非典型气味受体的克隆及组织特异性表达[J]. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1639-1645.
- [39] ZHANG Shuai, ZHANG Yongjun, SU Honghua, et al. Identification and expression pattern of putative odorant-binding proteins and chemosensory proteins in antennae of the *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Chemical Senses, 2009, 34(6): 503-512.
- [40] ZHANG Shuai, ZHANG Yongjun, CUI Jinjie, et al. Gene cloning and tissue-specific expression of G protein β subunit in *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(4): 568-576.
- [41] 马龙, 王山宁, 路子云, 等. 中红侧沟茧蜂嗅觉受体 *MmedOr2* 基因的克隆及组织表达谱[J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(1): 13-19.
- [42] LI Keming, WANG Shanning, ZHANG Kang, et al. Odorant binding characteristics of three recombinant odorant binding proteins in *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Journal of Chemical Ecology, 2014, 40(6): 541-548.
- [43] MA Long, GU Shaohua, LIU Zewen, et al. Molecular characterization and expression profiles of olfactory receptor genes in the parasitic wasp, *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Journal of Insect Physiology, 2014, 60: 118-126.
- [44] 张帅, 张永军, 苏宏华, 等. 中红侧沟茧蜂化学感受蛋白 *MmedCSP1* 的结合特征[J]. 昆虫学报, 2009, 52(8): 838-844.
- [45] ZHANG Shuai, CHEN Lizhen, GU Shaohua, et al. Binding characterization of recombinant odorant-binding proteins from the parasitic wasp, *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Journal of Chemical Ecology, 2011, 37(2): 189-194.
- [46] WANG Shanning, PENG Yong, LU Ziyun, et al. Identification and expression analysis of putative chemosensory receptor genes in *Microplitis mediator* by antennal transcriptome screening [J]. International Journal of Biological Sciences, 2015, 11(7): 737-751.
- [47] WANG Shanning, PENG Yong, LU Ziyun, et al. Cloning and expression profile of ionotropic receptors in the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Journal of Insect Physiology, 2016, 90: 27-35.
- [48] WANG Shanning, SHAN Shuang, ZHENG Yao, et al. Gene structure and expression characteristic of a novel odorant receptor gene cluster in the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Insect Molecular Biology, 2017, 26(4): 420-431.
- [49] PENG Yong, WANG Shanning, LI Keming, et al. Identification of odorant binding proteins and chemosensory proteins in *Microplitis mediator* as well as functional characterization of chemosensory protein 3 [J/OL]. PLoS ONE, 2017, 12(7): e0180775. DOI: 10.1371/journal.pone.0180775.
- [50] ZHENG Yao, WANG Shanning, PENG Yong, et al. Functional characterization of a Niemann-Pick type C2 protein in the parasitoid wasp *Microplitis mediator* [J]. Insect Science, 2018, 25(5): 765-777.
- [51] 杨叶青, 王山宁, 彭勇, 等. 气味结合蛋白 *MmedOBP19* 在中红侧沟茧蜂足部的表达及配体结合特征[J]. 昆虫学报, 2017, 60(6): 613-620.
- [52] LI Keming, REN Liyan, ZHANG Yongjun, et al. Knockdown of *Microplitis mediator* odorant receptor involved in the sensitive detection of two chemicals [J]. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38(3): 287-294.

- [53] 张康, 任丽燕, 李科明, 等. 植物挥发性气味物质对中红侧沟茧蜂的趋向行为影响及田间诱集效果[J]. 中国生物防治学报, 2011, 27(2): 157-164.
- [54] YU Huilin, ZHANG Yongjun, WU Kongming, et al. Field-testing of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects [J]. Environmental Entomology, 2008, 37(6): 1410-1415.
- [55] 孙玉凤, 张永军, 陆宴辉, 等. 基于棉花挥发性物质的盲蝽蟥可持续性防治[C]//中国植物保护学会 2011 年学术年会论文集. 北京:中国农业科学技术出版社, 2011: 803.
- [56] SUN Liang, XIAO Haijun, GU Shaohua, et al. The antenna-specific odorant-binding protein AlinOBP13 of the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* is expressed specifically in basiconic sensilla and has high binding affinity to terpenoids [J]. Insect Molecular Biology, 2014, 23(4): 417-434.
- [57] SUN Liang, LI Yu, ZHANG Ziding, et al. Expression patterns and ligand binding characterization of Plus-C odorant-binding protein 14 from *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2019, 227: 75-82.
- [58] ZHOU Yanle, ZHU Xiaoqiang, GU Shaohua, et al. Silencing in *Apolygus lucorum* of the olfactory coreceptor Orco gene by RNA interference induces EAG response declining to two putative semiochemicals [J]. Journal of Insect Physiology, 2014, 60: 31-39.
- [59] CUI Huanhuan, GU Shaohua, ZHU Xiaoqiang, et al. Odorant-binding and chemosensory proteins identified in the antennal transcriptome of *Adelphocoris suturalis* Jakovlev [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics, 2017, 24: 139-145.
- [60] LI Zibo, ZHANG Yaoyao, AN Xingkui, et al. Identification of leg chemosensory genes and sensilla in the *Apolygus lucorum* [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2020, 11: 276. DOI: 10.3389/fphys.2020.00276.
- [61] GU Shaohua, ZHOU Jingjiang, WANG Guirong, et al. Sex pheromone recognition and immunolocalization of three pheromone binding proteins in the black cutworm moth *Agrotis ipsilon* [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2013, 43(3): 237-251.
- [62] GU Shaohua, WU Kongming, GUO Yuyuan, et al. Identification of genes expressed in the sex pheromone gland of the black cutworm *Agrotis ipsilon* with putative roles in sex pheromone biosynthesis and transport [J/OL]. BMC Genomics, 2013, 14: 636. DOI: 10.1186/1471-2164-14-636.
- [63] 黄欣蒸, 单双, 张丹丹, 等. 草地贪夜蛾取食诱导玉米叶片转录组分析[J]. 植物保护学报, 2020, 47(4): 780-788.
- [64] 肖勇, 单双, 沈修婧, 等. 草地贪夜蛾对四种蔬菜的胁迫取食和产卵偏好选择[J]. 植物保护学报, 2022. <http://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2022.2021030>.
- [65] XIE Jiaoxin, LIU Tinghui, KHASHAVEH A, et al. Identification and evaluation of suitable reference genes for RT-qPCR analysis in *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) under different biotic and abiotic conditions [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2021, 12: 669510. DOI: 10.3389/fphys.2021.669510.
- [66] XIE Jiaoxin, LIU Tinghui, YI Chaoqun, et al. Antenna-biased odorant receptor HvarOR25 in *Hippodamia variegata* tuned to allelochemicals from hosts and habitat involved in perceiving preys [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(4): 1090-1100.
- [67] 林克剑, 吴孔明, 张永军, 等. B型烟粉虱触角感受器的超微结构及对寄主植物气味的嗅觉行为反应[J]. 植物保护学报, 2007, 34(4): 379-386.
- [68] 林克剑, 吴孔明, 张永军, 等. 棉田种植苘麻诱集 B型烟粉虱机制研究[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(2): 167-171.
- [69] CHANG Hetan, LIU Yang, AI Dong, et al. A Pheromone antagonist regulates optimal mating time in the moth *Helicoverpa armigera* [J]. Current Biology, 2017, 27(11): 1610-1615.
- [70] ZHANG Ruibin, WANG Bing, GROSSI G, et al. Molecular basis of alarm pheromone detection in aphids [J]. Current Biology, 2017, 27(1): 55-61.
- [71] LIU Hangwei, DUAN Hongxia, WANG Qi, et al. Key amino residues determining binding activities of the odorant binding protein AlucOBP22 to two host plant terpenoids of *Apolygus lucorum* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(21): 5949-5956.
- [72] SHAN Shuang, WANG Shanning, SONG Xuan, et al. Antennal ionotropic receptors IR64a1 and IR64a2 of the parasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) collaboratively perceive habitat and host cues [J/OL]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2019, 114: 103204. DOI: 10.1016/j.ibmb.2019.103204.
- [73] AN Xingkui, KHASHAVEH A, LIU Danfeng, et al. Functional characterization of one sex pheromone receptor (AlucOR4) in *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) [J/OL]. Journal of Insect Physiology, 2020, 120: 103986. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2019.103986.
- [74] KHASHAVEH A, AN Xingkui, SHAN Shuang, et al. Deorphanization of an odorant receptor revealed new bioactive components for green mirid bug *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae) [J]. Pest Management Science, 2020, 76(5): 1626-1638.
- [75] WANG Qian, WANG Qi, LI Hongyue, et al. Sensilla localization and sex pheromone recognition of odorant binding protein OBP4 in the mirid plant bug *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) [J/OL]. Journal of Insect Physiology, 2020, 121: 104012. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2020.104012.
- [76] XIAO Yong, AN Xingkui, KHASHAVEH A, et al. Broadly tuned odorant receptor AlinOR59 involved in chemoreception of floral scent in *Adelphocoris lineolatus* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(47): 13815-13823.
- [77] LIU Danfeng, LI Wei, AN Xingkui, et al. Engineering *Nicotiana tabacum* for the *de novo* biosynthesis of DMNT to regulate orientation behavior of the parasitoid wasps *Microplitis mediator* [J]. Pest Management Science, 2021, 77(1): 502-509.
- [78] SHAN Shuang, WANG Shanning, SONG Xuan, et al. Char-

- acterization and target gene analysis of microRNAs in the antennae of the parasitoid wasp *Microplitis mediator* [J]. *Insect Science*, 2021, 28(4): 1033 - 1048.
- [79] WANG Qi, XIAO Yong, AN Xingkui, et al. Functional characterization of a candidate sex pheromone receptor AlinOR33 involved in the chemoreception of *Adelphocoris lineolatus* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(24): 6769 - 6778.
- [80] XIAO Yong, SUN Liang, WANG Qi, et al. Host plants transfer induced regulation of the chemosensory genes repertoire in the alfalfa plant bug *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) [J/OL]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2021, 38: 100798. DOI: 10.1016/j.cbd.2021.100798.
- [81] TENG Dong, LIU Danfeng, KHASHAVEH A, et al. Biosynthesis of artemisinic acid in engineered *Saccharomyces cerevisiae* and its attractiveness to the mirid bug *Apolygus lucorum* [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2022, 21(10): 2984 - 2994.
- [82] HUANG Xinzheng, KOU Junfeng, JING Weixia, et al. Transcriptomic and metabolomic reprogramming in cotton after *Apolygus lucorum* feeding implicated in enhancing recruitment of the parasitoid *Peristenus spretus* [J]. *Journal of Pest Science*, 2022, 95(1): 249 - 262.
- [83] KHASHAVEH A, AN Xingkui, SHAN Shuang, et al. The microRNAs in the antennae of *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae): expression properties and targets prediction [J/OL]. *Genomics*, 2022, 114(5): 110447. DOI: 10.1016/j.ygeno.2022.110447.
- [84] LIU Hangwei, SUN Xiaojie, SHI Zhan, et al. Identification and functional analysis of odorant-binding proteins provide new control strategies for *Apolygus lucorum* [J/OL]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2022.10.197.
- [85] SHAN Shuang, SONG Xuan, KHASHAVEH A, et al. A female-biased odorant receptor tuned to the lepidopteran sex pheromone in parasitoid *Microplitis mediator* guiding habitat of host insects [J/OL]. *Journal of Advanced Research*, 2022. DOI: org/10.1016/j.jare.2022.03.006.
- [86] SUN Yang, LI Yan, ZHANG Wen, et al. The main component of the aphid alarm pheromone (*E*)- β -farnesene affects the growth and development of *Spodoptera exigua* by mediating juvenile hormone-related genes [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 863626. DOI: 10.3389/fpls.2022.863626.
- [87] WANG Bing, DONG Wanying, LI Huimin, et al. Molecular basis of (*E*)- β -farnesene-mediated aphid location in the predator *Eupeodes corollae* [J]. *Current Biology*, 2022, 32(5): 951 - 962.

(责任编辑: 杨明丽)