

· 害虫行为调控与抗药性 ·

害虫嗅觉行为调控技术的研究现状、机遇与挑战

杨斌 刘杨 王冰 王桂荣*

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

[摘要] 害虫嗅觉行为调控技术是特异性调节靶标害虫行为的绿色防控技术,包括性引诱剂、植物源引诱剂和害虫交配干扰剂等嗅觉调控化合物及其应用技术。其主要原理是对来源于昆虫、植物、微生物等的活性气味分子,进行人工合成后以特定剂型释放到田间,通过吸引害虫取食、产卵、交配,直接诱杀成虫或者干扰害虫交配,减少靶标害虫的后代种群数量,从而达到害虫绿色防控的目的。本文结合我国植物保护学科研究及产业发展所面临的国家重大需求,总结了环境友好的害虫嗅觉行为调控技术的研究现状和发展趋势,提出了害虫嗅觉行为调控技术未来的发展机遇、所面临的挑战及研究方向。

[关键词] 植物保护学;化学生态学;科学前沿;害虫绿色防控;害虫嗅觉行为调控技术

1 我国对害虫绿色防控的需求分析

中国是农业大国,据统计 2018 年我国农业国内生产总值达 64 734 亿元,占国内生产总值的 7.2%^[1]。而害虫为害造成农作物产量损失可达 30%,严重威胁了我国农业可持续发展和粮食安全,因此如何有效防控害虫为害是攸关国计民生的大事。我国常见农业害虫多达 860 余种,加之环境变化和种植制度变革等诸多因素的影响,害虫呈现多发、频发、重发的特点^[2,3]。据统计,2006—2015 年,全国农作物病虫害鼠害年发生面积为 4.6 亿至 5.1 亿公顷次,平均 4.8 亿公顷次,造成了年均 1.2 亿吨左右的巨大经济损失^[4]。目前,我国主要采用以化学防治为主的害虫防治手段^[5],大量不合理地使用化学农药严重破坏了生态环境,降低了天敌种群数量和生物多样性,残留的农药还会污染土壤和地下水,造成了一系列突出的环境生态问题,同时由于害虫对农药产生了抗性,导致了害虫频繁爆发成灾^[5,6]。此外,2019 年全国共计发生 3.5 万起食品安全类投诉,较 2015 年上涨 62%,由农药残留引起的食品安全问题和国际贸易纠纷也日益被人们重视。因此,降低化学农药使用量,开发新型绿色无公害的害虫防控方法,推动农业绿色发展,从抓总量向



王桂荣 中国农业科学院植物保护研究所研究员、博士生导师。担任植物病虫害生物学国家重点实验室副主任、亚太国际化学生态学会主席等职。一直从事昆虫化学生态学和功能基因组学的研究工作。先后主持国家自然科学基金重点项目、杰出青年科学基金以及国际合作项目等。

在 *PNAS*、*Current Biology*、*Biological Reviews* 等杂志上发表研究论文 100 多篇、获得国家发明专利 6 项。



杨斌 中国农业科学院植物保护研究所副研究员。日本东京大学博士、博士后。主要从事亚洲玉米螟及其近缘种的功能基因组进化及昆虫化学生态学的研究工作。在 *Insect Biochemistry and Molecular Biolog*、*Frontiers in Plant Science* 等期刊发表论文 15 篇。主持国家自然科学基金

青年科学基金 1 项,参与国家自然科学基金面上项目等多项科研项目。

抓质量转变,已经是我国农业发展中的重中之重,是当前国家和民众共同的迫切需求。习近平总书记讲话和 2019 年中央一号文件明确指出中国需要优化农业生产技术,调整优化农业结构,大力发展紧缺和绿色优质农产品生产,推进农业由增产导向转向提质导向,深入推进优质粮食工程。因此,国家从政策方面也大力支持农业核心技术的突破与集成创新,

收稿日期:2020-03-30;修回日期:2020-04-22

* 通信作者,Email: wangguirong@caas.cn

这为害虫绿色技术研发提供了坚强的后盾。

害虫绿色防控技术主要包括生物防控、物理防控、调整耕作制度等几个方面。生物防控技术已经应用多年,取得了不错的害虫防控效果,包括引入天敌,使用苏云芽孢杆菌、绿僵菌、微孢子虫等生物制剂进行害虫防控。物理防控是利用各种物理因素及机械工具或设备防治害虫,具有简单方便、经济有效、副作用少、无残留的优点,包括灯光诱杀、色板诱杀等。调整耕作制度就是通过改变栽培种类、改变播种时间等方法,避开害虫的发生期,从而达到害虫防控的目的。近年来,随着科学的进步,针对害虫灵敏的嗅觉系统发展的害虫行为调控技术受到了大家的重视,被国际公认为是一项新型绿色的植保技术。

害虫嗅觉行为调控技术的主要原理是利用自然界的各种气味化合物来特异性的调节靶标害虫的行为,将人工合成的来源于昆虫、植物等的信息化合物用释放器缓释到田间,吸引害虫取食、产卵、交配,直接诱杀成虫或者干扰害虫交配,减少靶标害虫的后代种群数量,从而达到害虫绿色防控的目的。与其它害虫防治技术相比,嗅觉行为调控技术具有安全性、选择性、高效性、持效性、兼容性五大特点。害虫嗅觉行为调控技术绿色环保无公害,可有效降低农药使用量,不杀伤天敌,目标昆虫不易产生抗药性,在害虫综合防治中具有良好的应用前景。

害虫嗅觉行为调控技术中最常用的化合物是昆虫性信息素。从第一个昆虫信息素被鉴定出开始,以研究昆虫信息素为主的昆虫化学生态学取得了巨大的进展^[7-9],基于信息素的监测和大规模诱捕也开始应用于我国的害虫防控中^[10, 11]。从2002年开始,我国的性信息素产业得到了快速发展,但与国际先进国家相比在产品质量和种类上都还存在明显差距,不能满足我国农业、林业、环境保护等方面的发展需要。我国应重点组织多层次、多学科的专家联合攻关,有计划地对国内主要农业害虫的行为调控技术进行研究。同时,由于国际社会对于昆虫的研究主要集中在模式昆虫果蝇和疾病载体昆虫蚊子上,仅有少数单位进行农业害虫嗅觉识别机制研究,如德国的马普研究所、瑞典的隆德大学、美国加州大学等。害虫嗅觉行为调控技术的国内外研究背景和资源相对匮乏,这对农业害虫嗅觉行为调控技术研发人员而言也是一种新的挑战,中国科研人员需要利用有限的资源,不断创新,开发出适应中国国情的新型绿色害虫防控方法。

2 害虫嗅觉行为调控技术发展历史、现状及趋势

在农田生态系统中,化学信号发挥着重要的作用,它是昆虫与昆虫以及昆虫与环境之间特殊的“语言”,影响着昆虫求偶、觅食、告警、产卵等重要行为。研究最早的化学信号是昆虫的性信息素,目前研究最多和最为深入的第一个昆虫性信息素是德国化学家1958年从50万只家蚕(*Bombyx mori*)中提取、分离并鉴定出来的,它的化学结构为反-10-顺-12-十六碳烯醇(E10, Z12-16:OH),命名为“蚕蛾醇”^[7]。迄今为止,在已知结构的昆虫性信息素中,绝大多数是鳞翅目(Lepidoptera)昆虫^[12]。随着传统化学生态学和化学分析技术的发展,昆虫性信息素的分离、鉴定、合成和应用已经形成了非常完整的体系^[13]。利用微量化学分析技术、触角电位技术、风洞技术、生物测定技术等方法,很多鳞翅目的重要农业害虫的性信息素已经被鉴定并投入商业化生产,在农业、林业和果园昆虫的预测预报、交配干扰和诱杀防治方面都有所应用。

据我国昆虫不育技术发展策略研究项目组统计,截止2016年底,全世界范围内已鉴定合成的昆虫信息素及其类似物达2000多种,国外市场上已商品化的为400多种^[14]。截至2019年底,我国商品化的昆虫信息素及其类似物有160余种,其中能够实现工厂化合成原药的仅10余种。已商品化的昆虫行为调控产品中以鳞翅目昆虫的性信息素及其类似物居多,其中性信息素产品占比约75%;植物源引诱剂及聚集信息素类产品占比约16%;驱避剂产品占比约2.5%;食诱剂产品占比约6.5%。性信息素产品主要针对特异性靶标害虫,以引诱剂、迷向产品居多。植物源产品及聚集信息素类产品同样具有引诱作用,主要应用于小型害虫及林业、检疫方面的鞘翅目害虫;驱避剂产品主要应用于林业,对害虫具有驱避效果。食诱剂产品包含靶标特异性食诱剂与广谱性食诱剂,可以诱集一种或多种昆虫,除害虫以外,还可以吸引蜜蜂等传粉昆虫^[15]。根据对国内外相关企业(国内企业主要包括北京中捷四方生物科技股份有限公司、宁波纽康生物技术公司、漳州市英格尔农业科技有限公司、广州瑞丰生物科技有限公司、常州宁录生物科技有限公司、深圳百乐宝生物农业科技有限公司;国外企业主要包括美国The Bug Stop, Inc., RK Chemical Systems, Inc.;英国Agralan Ltd, International Pheromone Systems

Ltd; 加拿大 Phero Tech. (now Contech Enterprises Inc.); 法国 Distributions Solida Inc. 等) 调研发现, 截止到 2019 年, 全球生产经营昆虫信息素的企业大约有 100 家, 年产值约为 52 亿元, 其中中国企业约有 10 余家, 年产值 8~10 亿元, 占全世界份额的 17% 左右。然而与国内相比, 国外信息素产品的研发力度及深度显著高于我国。虽然国外各类型产品的占比情况与国内类似, 但产品数量和靶标害虫种类明显更高, 尤其是增加了针对天敌昆虫的信息素, 包括吸引食蚜蝇的蚜虫报警信息素产品, 以及七星瓢虫、蜜蜂等益虫的信息索引诱剂。

除了性信息素以外, 植物源气味也是害虫嗅觉行为调控技术的重要组成部分。害虫利用寄主植物的气味定位寄主, 进行取食及产卵等行为, 一些植物挥发物对害虫也可能有驱避作用^[16]。早期的害虫化学生态学防控技术就是利用这一原理采用的害虫“推—拉”策略, 其主要方法就是在农业耕种的时候选择同时种植多种植物, 对害虫有驱避效果的植物种植在离作物较远的地方(推), 对害虫有吸引作用的植物可以种植在距作物稍远的地方(拉), 通过这样的“推—拉”组合, 减少害虫对农作物的危害^[17, 18]。近年来, 研究人员发现植物在受到植食昆虫的危害后能够改变自身释放到环境中的化合物成分和比例, 这些虫害诱导植物挥发物不但可以引起害虫驱避和拒食等行为, 对害虫具有直接的防御作用, 还可以作为天敌定位寄主的可靠线索, 作物利用这些化合物向天敌“呼救”, 对害虫起到间接防御作用^[19, 20]。随着分析技术的发展和研究队伍的壮大, 越来越多的害虫行为活性气味分子被鉴定出来, 极大地促进了害虫嗅觉行为调控技术的发展。

近年来, 随着高通量测序技术、功能组学技术和神经电生理技术的迅速发展, 为在反向化学生态学研究的基础上, 以嗅觉基因或神经为靶标高通量筛选害虫嗅觉行为调控剂提供了理论基础和技术手段^[21]。昆虫的外周嗅觉系统是化学通信过程中第一步, 许多重要的蛋白家族参与了化学气味的运输、识别以及降解, 主要包括气味结合蛋白 (Odorant-Binding Protein, OBP)、化学感受蛋白 (Chemosensory Protein, CSP)、气味受体 (Odorant Receptor, OR)、离子型受体 (Ionotropic Receptor, IR) 等^[22-26]。小分子气味化合物比如醇、醛、酯类化合物以及萜烯类化合物和芳香族化合物等, 通过昆虫触角感器上的极孔进入, 被 OBP 运输至相应的受体蛋白, 受体蛋白识别气味分子后激活外周嗅觉神经, 将化学信号转化

为电信号传递到更高级的神经中枢进行加工整合, 从而指导昆虫的行为^[22]。目前, 对于昆虫嗅觉中枢神经的研究还处于初级阶段, 多数研究集中于模式昆虫果蝇中, 针对害虫嗅觉中枢神经编码外界气味分子的机制报道不多^[27-29]。深入揭示害虫外周和中枢嗅觉系统对混合物的编码机制, 为昆虫化学生态学研究成果应广泛应用于害虫的防控提供理论基础。

传统的化学生态学以昆虫行为为主要依据来筛选嗅觉活性气味分子, 但这种方法费时费力, 效率较低。在反向化学生态学研究基础上, 以嗅觉基因为靶标可实现高通量筛选嗅觉活性气味分子, 迅速鉴定调控害虫行为的活性化合物。Zhang RB 等人利用反向化学生态学的理念, 系统性地开展蚜虫嗅觉识别报警信息素的分子和神经机制研究, 筛选获得激活受体 OR5 的气味分子对蚜虫有明显驱避作用, 阐明了蚜虫感受报警信息素的信号传导通路, 建立了嗅觉受体和昆虫行为的关系, 证实以气味受体为靶标筛选昆虫行为调控剂是可行性的, 为发展绿色环保的害虫防治策略提供了新思路和新方法^[30]。Choo M 等人采用了反向化学生态学的方法, 在爪蟾卵母细胞中表达了七个致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 气味受体, 筛选了 230 种气味分子后, 明确了乙醛能够激活 CquiOR36, 是一种产卵引诱剂, 具有潜在的实际应用价值^[31]。由此可见, 与传统的化学生态学研究手段相比, 反向化学生态学研究方法以嗅觉蛋白为靶标进行筛选, 增加了行为调控剂筛选的通量、极大地提高了筛选的效率, 标志着昆虫嗅觉编码机制进入理论研究和实际应用并举的新时期。

3 存在的问题及未来研究方向

害虫嗅觉行为调控技术是一种绿色安全的害虫防控方法, 对环境安全、与其它方法有很好的兼容性。但是其在生产实际中的广泛应用还存在一些问题。在生产实际中, 一种作物往往有两种甚至多种害虫同时发生, 害虫的性信息素组分以及其他可识别的气味也可能有所重叠, 因此针对害虫防控和监测的不同目的, 害虫嗅觉行为调控技术需要从靶标一体化和靶标精准化两个方面进行深入的研究。第一, 害虫嗅觉行为调控剂的防控效果需要进一步提高, 昆虫、植物、微生物等释放的活性气味分子通常是多种化合物按一定比例组成的混合物。目前被鉴定出来的主要是一些表达量高的成分, 表达量低的次要成分也可能具有重要的生态学功能, 可以显著

提高对害虫的引诱或驱避效果。以前由于收集和 분석技术的限制,很多有重要功能的微量成分没有被鉴定出来,降低了性引诱剂、食诱剂等的诱杀效果。除此之外,害虫诱导的寄主植物挥发物通常能够驱避害虫、吸引天敌,可用于害虫的直接防御或间接防御。利用新的化学分析技术、昆虫电生理技术重新鉴定这些微量成分非常重要。第二,对于害虫如何识别同种昆虫或者环境中的气味分子进而做出相应的行为反应的机制仍不太清楚。虽然近十年来昆虫嗅觉编码的神经和分子机制研究取得了长足进展,但是目前为止,绝大多数的研究主要集中于昆虫外周嗅觉系统如何识别单一气味分子,对于昆虫中枢神经系统的作用机制尤其是如何整合和编码多种气味分子组成的混合物的机制研究尚甚少。特别是对于农业害虫,其嗅觉识别机制研究手段以及嗅觉活性气味分子筛选手段仍缺乏。第三,害虫嗅觉行为调控剂通常有几种化合物按照一定比例组成,这些物质的理化特性各不相同,在田间应用时,化合物的释放量和比例对害虫行为调控的影响很大。因此亟需研发合适的缓释材料以保证化合物按照一定数量和比例长时间进行释放。第四,寄主/非寄主植物挥发物对害虫具有吸引和驱避作用,然而很多对昆虫嗅觉行为有活性的化合物在植物体内的合成代谢调控途径还不清楚,不能有效改造和利用寄主/非寄主植物的引诱和驱避作用,以发展“推一拉”策略来控制害虫为害。

针对以上几个问题,需要更加深入地解析植物—微生物—害虫—天敌昆虫四营养级间的化学通讯关系,发展基于信息网的整合生态学的防控害虫新理论、新策略和新技术。通过干预植物—微生物—害虫—天敌四营养级间的信息流向,最大限度地发挥和调节生态系统自身对害虫的内在持续调控功能,减少化学农药的使用。为了完成这一目标,需要对以下四个方向进行深入研究:

(1) 植物—微生物—害虫—天敌昆虫协同进化的化学通讯机制

化学信号是自然环境中的主要信号之一,植物、微生物、害虫、天敌昆虫均可释放并感受特定的化合物,从而影响自身或其他物种的生理或行为的变化,研究四者的化学通讯机制可以找到对害虫或天敌具有调控作用的调控剂,从而能更好地研发新型绿色害虫防控产品^[32, 33]。通过传统化学生态学鉴定昆虫产卵信息素、植物虫害诱导挥发物、以及微生物介导的昆虫行为调控化合物。这些化合物按靶标昆虫的种类可以分为两大类,一类是可以调控害虫行为的化合物,主要特性为吸引或驱避害虫,通过诱捕或

者驱避效果来减少农田中的有效虫口密度,从而达到害虫防控的目的;另一类是调控害虫天敌的化合物,主要特性是吸引天敌对害虫进行捕食或寄生,通过增加农田中天敌(如寄生蜂)的数量来防控害虫。昆虫产卵信息素广义上讲是指可以引起昆虫雌成虫产卵的化合物,包括昆虫自身分泌的化合物以及寄主植物源挥发物。植物虫害诱导挥发物就是在植物受到害虫危害后,体内的防御机制被激活,从而诱导产生并释放到外界环境中的化合物,这些化合物一方面可以对害虫产生一定的驱避效果,另一方面可以吸引天敌,从而达到自我保护的目的。此外,植物病原菌等微生物也会介导产生一些挥发物,对害虫的行为具有调控作用。

(2) 昆虫嗅觉编码的分子和神经机制

昆虫可以识别环境中复杂的气味,明确昆虫嗅觉编码的神经和分子机制,有利于鉴定出对害虫行为调控有增效作用的复合成分配方,且可以进行更加精准的成分组合调校,有利于增加害虫防控效果,减少脱靶,降低害虫抗性的形成,是害虫嗅觉行为调控技术的重要组成部分。昆虫的嗅觉系统是一个错综复杂的系统,不同的化学感受基因、不同的神经彼此独立或相互关联,将环境中复杂的化学信号一一识别并整合到中枢神经,这些信号相互作用进而最终调控了昆虫的行为^[34-36]。通过对害虫嗅觉的分子机制以及神经机制进行深入的研究,明确“气味受体基因—外周神经—中枢神经”三者间的关系,探索三者对不同气味化合物的组合编码机制,可以针对性地将对害虫有吸引作用的化合物或对害虫有驱避效果的化合物按照一定的比例进行组合,从而开发出更加高效的害虫行为调控剂。对昆虫嗅觉编码的分子和神经机制进行深入研究,并在不同种类害虫间进行比较,也可以为研发以多种害虫为靶标的一体化信息素等嗅觉调控技术提供指导。

(3) 基于嗅觉识别机制发展活性气味分子高通量筛选策略

植物、微生物、害虫、天敌昆虫都会释放大量的气味分子到环境中去,但其中只有少数气味可以影响害虫的行为,因此,如何从自然环境中成千上万的气味化合物中筛选出行为活性气味分子是害虫嗅觉行为调控技术的首要任务。传统化学生态学的方法费时费力,很难做到高通量筛选,极大地限制了害虫嗅觉行为调控技术的发展。因此,基于害虫嗅觉机制研究的反向化学生态学方法是高通量筛选行为活性气味分子的重要手段。如通过昆虫触角电位实验可以迅速的筛选昆虫能够识别的气味化合物,进而通过非洲爪蟾卵母细胞体外表达系统,可以将这些

化合物与害虫的化学感受基因相对应,获得不同化学感受基因的气味结合谱。特定的气味受体可以激活特定的神经,从而引起昆虫特定的行为。在此基础上,针对特异性识别驱避剂或引诱剂的受体,可以尝试测试结构类似的不同化合物,从而筛选出合成成本更低、害虫感受更灵敏、害虫行为调控效果更好的气味化合物。

(4) 活性气味分子在植物体内的合成调控途径及在害虫防控上的应用

植物在受到害虫危害后可以发生应激防御反应,产生特定的信号通路(比如茉莉酸和水杨酸),从而诱导产生具有抗虫效果的次生代谢物质,此外,植物应激防御反应针对不同昆虫的强度也可能不同,比如棉铃虫和烟青虫同样危害烟草后,烟草中被诱导产生的烟碱和茉莉酸的含量是不同的^[37-39]。对这些信号通路进行深入的研究,可以从植物防御机理的角度增加植物对昆虫防控效果。例如通过基因编辑的方式增大抗虫次生代谢物质的含量,或改变某些植物次生代谢化合物合成通路中的某个酶,使之可以合成具有抗虫效果的次生代谢物质等。此外,昆虫对具有抗虫效果的植物次生代谢物也存在抗性,利用基因编辑技术和转基因技术等新技术,也可以针对昆虫抗植物次生代谢物的相关基因进行转基因操作,把能够降低昆虫抗性基因表达的物质(例如dsRNA等)导入植物体内,间接地使植物对害虫的防御能力增强。最后,利用转基因技术还可以构建能够合成昆虫性信息素等外源活性气味的气味工程植物,结合作物种植的田间布局,也可以应用于害虫的行为调控。

参 考 文 献

- [1] 国家统计局. 中国统计年鉴—2019. 中国统计出版有限公司, 2019. http://www.stats.gov.cn/tjsj/tjcbw/201909/t20190924_1699095.html.
- [2] 郭予元. 中国农作物病虫害(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2015.
- [3] 吴孔明. 中国农业害虫绿色防控发展战略. 北京: 科学出版社, 2016.
- [4] 刘万才, 刘振东, 黄冲, 等. 近10年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析. 植物保护, 2016, 42(5): 1—9.
- [5] 杨普云, 李萍, 任彬元, 等. 我国农作物病虫害化学防控技术的环境成本分析. 中国植保导刊, 2019, 39(6): 27—30.
- [6] 高希武. 我国害虫化学防治现状与发展策略. 植物保护, 2010, 36(4): 19—22.
- [7] Butenandt A, Beckmann R, Stamm D, et al. Über den sexuallockstoff des seidenspinners *Bombyx mort*. Reindarstellung und Konstitution, Zeitschrift für Naturforsch, 1959, 14: 283—284.
- [8] Witzgall P, Kirsch P, Cork A. Sex pheromones and their impact on pest management. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(1): 80—100.
- [9] 孔垂华, 娄永根. 化学生态学前沿. 北京: 高等教育出版社, 2010.
- [10] Witzgall P, Stelinski L, Gut L, et al. Codling moth management and chemical ecology. Annual Review of Entomology, 2008, 53: 503—522.
- [11] 孟宪佐. 我国昆虫信息素研究与应用的进展. 昆虫知识, 2000, 37(2): 75—84.
- [12] 秦玉川. 昆虫行为学导论. 北京: 科学出版社, 2009.
- [13] 闫凤鸣, 陈巨莲, 汤清波. 昆虫化学生态学研究进展及未来展望. 植物保护, 2013, 39(5): 9—15.
- [14] 我国昆虫不育技术发展战略研究项目组. 中国农业害虫绿色防控发展战略. 北京: 科学出版社, 2016.
- [15] 蔡晓明, 李兆群, 潘洪生, 等. 植食性害虫食诱剂的研究与应用. 中国生物防治学报, 2018, 34(1): 8—35.
- [16] Bruce TJA, Pickett JA. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects finding the right mix. Phytochemistry, 2011, 72(13)(SI): 1605—1611.
- [17] Khan ZR, Midega CAO, Bruce TJA, et al. Exploiting phytochemicals for developing a push-pull crop protection strategy for cereal farmers in Africa. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(15): 4185—4196.
- [18] Pickett JA, Woodcock CM, Midega CAO, et al. Push-pull farming systems. Current Opinion in Biotechnology, 2014, 26: 125—132.
- [19] Veyrat N, Robert CAM, Turlings TCJ, et al. Herbivore intoxication as a potential primary function of an inducible volatile plant signal. Journal of Ecology, 2016, 104(2): 591—600.
- [20] Turlings TCJ, Erb M. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. Annual Review of Entomology, 2018, 63: 433—452.
- [21] 高建清, 王桂平, 董双林. 害虫推拉防治策略及其新进展. 中国农业信息, 2013, (22): 23—24.
- [22] Leal WS. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. Annual Review of Entomology, 2013, 58: 373—391.
- [23] Zhu G, Xu J, Cui Z, et al. Functional characterization of SlitB3P3 in *Spodoptera litura* by CRISPR/Cas9 mediated genome editing. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2016, 75: 1—9.
- [24] Di C, Ning C, Huang LQ, et al. Design of larval chemical attractants based on odorant response spectra of odorant receptors in the cotton bollworm. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2017, 84: 48—62.
- [25] Chang HT, Liu Y, Ai D, et al. A pheromone antagonist regulates optimal mating time in the moth, *Helicoverpa armigera*. Current Biology, 2017, 27(11): 1610—1615.

- [26] Pelosi P, Iovinella I, Zhu J, et al. Beyond chemoreception: different tasks of soluble olfactory proteins in insects. *Biological Reviews*, 2018, 93(1): 184—200.
- [27] Haverkamp A, Hansson BS, Knaden M. Combinatorial codes and labeled lines: how insects use olfactory cues to find and judge food, mates, and oviposition sites in complex environments. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 49.
- [28] Wu H, Xu M, Hou C, et al. Specific olfactory neurons and glomeruli are associated to differences in behavioral responses to pheromone components between two *Helicoverpa* species. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2015, 9: 206.
- [29] Bisch-Knaden S, Dahake A, Sachse S, et al. Spatial representation of feeding and oviposition odors in the brain of a hawkmoth. *Cell Reports*, 2018, 22(9): 2482—2492.
- [30] Zhang RB, Wang B, Grossi G, et al. Molecular basis of alarm pheromone detection in Aphids. *Current Biology*, 2017, 27(1): 55—61.
- [31] Choo YM, Xu PX, Hwang JK, et al. Reverse chemical ecology approach for the identification of an oviposition attractant for *Culex quinquefasciatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(4): 714—719.
- [32] 戈峰, 吴孔明, 陈学新. 植物—害虫—天敌互作机制研究前沿. *应用昆虫学报*, 2011, 48(1): 1—6.
- [33] 钱韦, 陈晓亚, 方荣祥, 等. 生物信息流的人工操纵—作物病虫害导向性防控的新科学. *中国科学: 生命科学*, 2017, 47(9): 889—892.
- [34] 汤清波, 马英, 黄玲巧, 等. 昆虫味觉感受机制研究进展. *昆虫学报*, 2011, 54(12): 1433—1444.
- [35] 杜立啸, 刘杨, 王桂荣. 昆虫外周嗅觉系统信号转导机制研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(5): 573—583.
- [36] 赵新成, 翟卿, 王桂荣. 昆虫触角叶的结构. *昆虫学报*, 2015, 58(2): 190—209.
- [37] Zavala JA, Patankar AG, Gase K, et al. Constitutive and inducible trypsin proteinase inhibitor production incurs large fitness costs in *Nicotiana attenuata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(6): 1607—1612.
- [38] 禹海鑫, 叶文丰, 孙民琴, 等. 植物与植食性昆虫防御与反防御的三个层次. *生态学杂志*, 2015, 34(1): 256—262.
- [39] Zong N, Wang CZ. Larval feeding induced defensive responses in tobacco: comparison of two sibling species of *Helicoverpa* with different diet breadths. *Planta*, 2007, 226(1): 215—224.

Olfaction-based Behaviorally Manipulated Technology of Pest Insects: Research Progress, Opportunities and Challenges

Yang Bin Liu Yang Wang Bing Wang Guirong*

State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests/Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193

Abstract Olfaction-based behaviorally manipulated technology of pest insects is an environmental-friendly pest management method including sex pheromone attractants, food-based attractants, mating disruption formulation and so on. The main principle of behaviorally manipulated technology of pest insects is to release the artificial synthetic volatiles derived from insects, plants, microorganisms etc. to the field for pest control by affecting their behaviors such as mating, oviposition, or feeding and so on. In this review, we summarized the research progress and development trends as well as discussed the opportunities and challenges for future researches on Olfaction-based behaviorally manipulated technology of pest insects according to the major needs of plant protection in China.

Keywords plant protection; chemical ecology; frontiers in Science; environmental-friendly pest management; olfaction-based behaviorally manipulated technology of pest insects

(责任编辑 张强 吴妹)

* Corresponding Author, Email: wangguirong@caas.cn