

不同玉米品种对草地贪夜蛾抗性的评估及其在防治中的应用前景

周绍群

(中国农业科学院深圳农业基因组研究所, 深圳 518120)

摘要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是今年入侵我国的农业害虫, 对我国的玉米等主要粮食作物产生了重要威胁。在草地贪夜蛾有可能成为我国新的长期粮食害虫的背景下, 评测不同玉米品种对草地贪夜蛾的抗性, 以确定潜在的高抗性品种, 对后续培育抗虫品种有重要的指导意义。由于草地贪夜蛾原产于美洲热带及亚热带地区, 且玉米的原产地与种内多样性也主要存在于美洲地区, 因此以往大部分玉米品种抗性评测研究也主要集中于国外。本文汇总了近年来不同玉米品种对草地贪夜蛾抗性的评估结果, 简单介绍了关于玉米对草地贪夜蛾抗性机制的研究进展, 并结合玉米抗虫研究的经验及国内玉米遗传多样性研究的现状, 提出了充分结合玉米种内多样性与多组学数据分析的研究方法, 从而快速确定抗性相关的遗传位点与基因, 用于现有高产优良玉米杂交品系对草地贪夜蛾抗性的改良。

关键词 草地贪夜蛾; 玉米; 抗性品种; 多组学分析

中图分类号: S 435.132 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019403

Evaluation of resistance against fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) among diverse *Zea mays* cultivars and its application prospect in pest management

ZHOU Shaoqun

(Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, China)

Abstract Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), is a newly invaded agricultural pest in China. Since its invasion in January 2019, it has proven a significant threat to production of maize and other major crops in the country. As fall armyworm will likely hinder as a perennial agricultural pest in China, evaluation of diverse maize cultivars for their resistance level to unearth potential resistant genotypes has become critical for breeding resistance into elite hybrids. Since both fall armyworm and maize originated from tropical and subtropical America, the majority of fall armyworm resistance tests in maize were done in this area. This review summarized recent results from these tests, and briefly introduced research progress on fall armyworm resistance mechanisms in maize. Integrating learnings from the broader maize insect-resistance literature and current status of maize genetic diversity study in China, a multi-omics analyses-based approach has been suggested to efficiently pinpoint resistance-related genetic loci or genes for improvement of fall armyworm resistance in elite maize hybrids.

Key words fall armyworm; maize; resistant cultivar; multi-omics analyses

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是原生于美洲热带、亚热带地区的鳞翅目夜蛾科昆虫。自 2016 年入侵非洲以来, 草地贪夜蛾已在当地造成严重的经济损失与粮食保障问题^[1]。草地贪夜

蛾于 2019 年 1 月首次在我国云南境内被发现以后, 截至 6 月中旬已扩散至我国南方的 18 个省份, 并可能随季风迁徙至华北玉米主产区^[2]。在此期间, 全国各地研究人员已经在化学防治^[3-4]、生物控制^[5-6]、

转基因作物保护^[7-8]、生物种群结构^[9]和迁徙路径预测^[2]等诸多方面开展了广泛研究。在草地贪夜蛾有可能成为我国新的常见害虫的大背景下,评测不同玉米品种对草地贪夜蛾的抗性以确定潜在的高抗性品种,对后续培育抗虫品种与开发环境友好型生物农药都有着重要的指导意义。由于草地贪夜蛾是新入侵我国的物种,亟需开展我国玉米品种对草地贪夜蛾的抗性评测工作。本文旨在汇总国外不同玉米品种对草地贪夜蛾抗性评测的结果,并在此基础上简单介绍玉米,尤其是经典抗性自交系‘Mp708’对草地贪夜蛾抗性机制的研究。最后,本文结合在玉米抗虫研究中的经验与我国玉米遗传多样性研究的现状,提出通过结合玉米种内多样性与多组学数据分析的方法快速确定抗性相关基因位点。

1 美洲玉米品种对草地贪夜蛾的抗性评测

玉米与草地贪夜蛾同样起源于美洲热带地区,两者的互动与共同演化的历史要远远长于人类对玉米的驯化过程。然而,随着玉米驯化过程中对温带气候的适应性与人们对产量的追求,许多原本存在于玉米泛基因组中的抗性相关基因可能丢失;另一方面,由于植物对生物胁迫的抗性往往也与产量存在着相互平衡的关系,一些原始的抗性品种往往在其他农艺性状方面存在不足^[10]。同时,因为玉米存在丰富的种内遗传多样性,所以通过遗传育种手段提高优良玉米杂交种中的抗性需要广泛地对玉米品种进行持续评估^[11-12]。美国对玉米草地贪夜蛾抗性的研究可以追溯至 20 世纪七八十年代,并早在 1990 年就通过传统育种方式培育了抗性自交系品种‘Mp708’。随着 90 年代中后期转 Bt 基因抗虫玉米的广泛种植,草地贪夜蛾在美国本土的为害逐年减弱,对新型抗性种质资源评估的重视程度也有所下滑。然而,随着在世界各地报道的 Bt 抗性草地贪夜蛾种群的发生,以及 2016 年以来其在非洲与亚洲地区的入侵,对不同玉米品种抗性的评测与后续遗传学、生理学抗性机制的研究再次成为重要的研究课题^[13-14]。

玉米品种抗性的评测主要通过在不同田间试验地点人工投放草地贪夜蛾初孵幼虫并混合玉米棒残渣进行。通过既定的投放流程,在每株玉米的心叶投放 15~20 头幼虫,并在 7、14 和 24 d 后测量其对叶片

或果实取食量、残存幼虫数量及体重等指标来评估玉米品种的抗性^[15]。由于大田试验极易受当年当地环境条件的影响,在试验设计过程中设置相应的阴性及阳性对照就显得尤为关键。不同研究团队在对照组的选择方面也存在差异,阳性对照通常选用含 Bt 毒素的转基因品种或‘Mp708’,而阴性对照的选择则缺乏统一的标准。最后,各评测品种与对照组之间的抗性区别则通过对各指标量的方差分析及 Fisher 最小显著差异分析(least significant difference, LSD)或主成分分析(principal component analysis, PCA)进行比较或无监督聚类。自 2000 年以来,研究人员采用这些试验设计与分析方法对超过 60 个玉米自交种、杂交种及地方品种的草地贪夜蛾抗性进行了评测,并报道了 6 个抗性品种(‘100-R-3’, ‘116-B-10’, ‘FAW7061’, ‘GEMS-0100’, ‘Ni-TX15’, ‘Ni-TX19’)^[16-21]。值得一提的是,在一个为期两年的田间试验中,对草地贪夜蛾抗性最强的 3 个品种(‘GEMS-0100’, ‘Ni-TX15’, ‘Ni-TX19’)均源于热带种质资源,这可能意味着热带玉米品种是对草地贪夜蛾可遗传抗性的重要来源,也与先前基于生物化学研究提出的热带玉米对咀嚼取食类昆虫具有更强抗性的假说不谋而合^[19,22]。

2 玉米对草地贪夜蛾的抗性机制

筛选抗性品种并确定其中的抗性相关位点与具体基因不仅可以通过传统育种的方法提升优良玉米杂交种的抗性,还可以用于后续对抗性机制的研究,为将来使用功能基因组的方法采取反向遗传学手段直接提升作物抗性提供指导。本小节将简单概括对草地贪夜蛾高抗的经典玉米自交品系‘Mp708’的抗性机制,旨在为将来研究玉米对草地贪夜蛾的抗性机制提供基础思路。‘Mp708’自交品系于 1990 年在美国密西西比州通过传统育种方法选育获得^[23]。通过定量性状位点(quantitative trait loci, QTL)定位的方式发现这一品种中的抗性可能源于多个基因位点^[24]。草地贪夜蛾幼虫在‘Mp708’品系上的生长会显著放缓,同时这一抗性品系的叶片韧性较强,细胞壁中的半纤维素含量较高,而蛋白含量较敏感品系显著减少^[25]。通过对比不同抗性与感病品种愈伤组织中的蛋白组分,研究人员确定了一个由玉米 *mir1* 基因编码的半胱氨酸蛋白酶可以显著阻碍草地贪夜蛾幼虫的生长发育^[26-27]。后续研究发现这一蛋白酶可以损伤草地贪夜蛾幼虫的围食膜基质^[28]。除

了 mir1 蛋白酶外,‘Mp708’的高抗性还可能与其较高的基础茉莉酸水平和挥发性萜类代谢物积累有关^[29-30]。

近年来随着分子生物学与各种组学技术的进步及其在植物抗虫研究中推广应用,研究者对植物与昆虫互作分子机制的理解也更加深入,并逐渐形成了类似于植物-病原体感知分子机制的理论框架^[31]。概括言之,昆虫的各种分泌液中以及昆虫取食过程中会产生大量的信号分子。这些小分子可以与植物细胞膜表面的受体互作从而激活下游的分子信号传导通路,其中包括活性氧分子、细胞膜跨膜电信号、钙离子信号及丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)信号传导通路,并汇总于由茉莉酸主导的植物激素信号网络。茉莉酸信号的下游是多种多样的反式转录因子(*trans* transcription factors),这些反式转录因子可调控具有抗虫功能的蛋白与小分子化合物。这其中既包括广泛存在于植物界中的萜类及苯丙素类(phenylpropanoids)物质,也包括仅存在于少数禾本科作物中的苯并恶嗪酮类化合物。这些防御性分子在植物中的合成往往可以被昆虫取食所诱导,并通过抑制昆虫取食,吸引天敌,甚至以破坏昆虫肠道微生物菌落平衡的方式抑制昆虫的生长发育^[32-33]。了解这一信号传导及转录调控通路中的各具体组成部分可以帮助研究人员更快更精确地发现及验证新型抗性品系中的抗性机制。

值得注意的是,在长期相互适应与共进化的过程中,草地贪夜蛾演化出了大量针对玉米防御体系的适应性机制。例如草地贪夜蛾的唾液、卵块、粪便中的效应物(effector)可以干扰玉米的防御信号传导,抑制植物中抗性物质的合成^[34-36]。另外,草地贪夜蛾还可以对抗性物质产生耐受性,例如通过迅速改变肠道中消化蛋白酶的类型以抵消植物中蛋白酶抑制剂的作用,又如通过特异性糖苷化解除玉米叶片中苯并恶嗪酮类化合物的毒性^[37-38]。近年来对草地贪夜蛾口腔分泌物菌落的研究发现其中的某些菌种也可以调控玉米中抗性物质的产生^[39]。

3 结合多组学数据分析与种内遗传多样性确定抗性相关基因位点

通过正向遗传学方法建立精细基因定位所需的各种遗传学种群通常需要 2~7 代植物的杂交与自

交,而对这些遗传学种群中个体基因型测定的精细程度又直接决定了基因定位区间的大小。玉米自交系二倍体基因组有超过 2.6 G 碱基对,其中 80%以上是转座子等高重复序列,位于染色体两端重组热点区域的连锁不平衡甚至只有几千碱基长^[12]。因此,在低密度分子标记的情况下玉米中低精度基因定位的结果往往包含大量与具体抗性基因无关的其他染色体片段。由于现有的高产优良玉米品种都是经过层层培育的杂交品种,大段的染色体片段通常会对产量等其他性状产生负面影响,因而也无法应用到实际的育种改良之中。随着基因组测序技术的进步,在美国的玉米研究中,研究人员使用基于重测序技术的基因型判定,在近 300 种玉米自交系中积累了超过 8 000 万个单核苷酸多样性(single nucleotide polymorphism, SNP)分子标记,基本做到了全基因组范围内的饱和标记,为通过全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)实现单个基因精度的基因定位提供了前提条件^[40]。相比之下,我国对玉米种质资源和基因型数据的系统收集和共享还有待进一步提升。这一系统性课题对我国玉米研究的长期发展是不可或缺的,但其所需的时间和经济成本并不适宜当前草地贪夜蛾防控的紧迫性。另外,使用正向遗传学基因定位的方法需要准确的表型测定,而传统的田间害虫损伤及成长速度评测往往会受到环境因素的极大干扰且植物对昆虫的抗性本身也通常是由大量基因位点决定,难以得到准确可靠的基因位点与表型之间的关联关系^[17,24]。

近年来,在组学测序与代谢组学技术进步的驱动之下,玉米抗虫抗病方向的正向遗传学基因定位可以做到确定单一的抗性相关基因,为通过精准育种提高现有优良玉米品种的抗性提供了可能^[22,41-42]。这些抗性基因包括分子传导通路中的激酶蛋白,还包括特定的特异化代谢物(又称次生代谢物)合成酶,而编码这些蛋白的基因通常都含有明确的功能域,可以直接通过碱基序列实现预测。因此,在筛查不同玉米自交系抗虫性的同时比较其基因组中相关功能性基因的多样性和表达量的变化可能是一条快速鉴定玉米对草地贪夜蛾抗性基因的途径。但是值得注意的是,特异性代谢物的合成,即使是在诱导性合成的情况下也会对植物生长和产量产生一定负面影响^[43]。因此,如何使抗性相关的特异性代谢基因置

于合适的诱导性表达调控下,将决定作物抗虫性与产量之间的平衡。除具体参与特异性代谢的合成与代谢基因之外,调控这些基因表达的反式转录因子与其上游的信号传导通路中的 MAPK 蛋白同样也可能在玉米对草地贪夜蛾的抗性中起到重要作用。如玉米中的 WRKY79 和 EREB58 转录因子就可以直接调控萜类合成酶的表达^[44-45]。但相比于其他模式作物,玉米中针对特异性代谢调控的遗传机制还有待进一步深入研究^[46]。

最后,需要指出的是,利用植物自体生化防御机制防治草地贪夜蛾必须是综合治理的一部分。这不仅是因为抗虫品种的培育是一个中长期的研发过程,还因为综合不同的治理方法才能取得最为理想、可持续的防控效果。例如将含有挥发性萜类物质具有驱虫效果的玉米品种利用到在非洲地区草地贪夜蛾控制中取得良好效果的驱赶-吸引种植系统中(push-pull system)就是一种潜在的综合防治方案^[47]。综合利用化学、转基因、植物自体防御机制、农学等各种防治手段,充分发挥不同方法间的协同效应,将是未来我国对草地贪夜蛾防治取得成功的关键所在。

参考文献

- [1] GOERGEN G, KUMAR P L, SANKUNG S B, et al. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa [J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11: e0165632.
- [2] 吴秋琳, 姜玉英, 胡高, 等. 中国热带和南亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析[J]. 植物保护, 2019, 45(3): 1-9.
- [3] 赵胜园, 杨现明, 孙小旭, 等. 常用生物农药对草地贪夜蛾的室内防效[J]. 植物保护, 2019, 45(3): 21-26.
- [4] 赵胜园, 孙小旭, 张浩文, 等. 常用化学杀虫剂对草地贪夜蛾防效的室内测定[J]. 植物保护, 2019, 45(3): 10-14.
- [5] 陈壮美, 赵琳超, 刘航, 等. 斯氏侧沟茧蜂对草地贪夜蛾幼虫的寄生行为及寄生效应[J/OL]. 植物保护: 1-6 [2019-08-12]. <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019341>.
- [6] 王燕, 张红梅, 尹艳琼, 等. 蠋蝽成虫对草地贪夜蛾不同龄期幼虫的捕食能力[J/OL]. 植物保护: 1-6 [2019-08-12]. <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019346>.
- [7] 李国平, 姬婷婷, 孙小旭, 等. 入侵云南草地贪夜蛾种群对 5 种常用 Bt 蛋白的敏感性评价[J]. 植物保护, 2019, 45(3): 15-20.
- [8] 张丹丹, 吴孔明. 国产 Bt-Cry1Ab 和 Bt-(Cry1Ab+Vip3Aa) 玉米对草地贪夜蛾的抗性测定. [J]. 植物保护, 2019, 45(4): 54-60.
- [9] 张磊, 柳贝, 姜玉英, 等. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 20-27.
- [10] DE LANGE E S, BALMER D, MAUCHMANI B, et al. Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes [J]. New Phytologist, 2014, 204: 329-341.
- [11] BUCKLER E S, GAUT B S, MCMULLEN M D. Molecular and functional diversity of maize [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2006, 9(2): 172-176.
- [12] JIAO Yinping, PELUSO P, SHI Jinghua, et al. Improved maize reference genome with single-molecule technologies [J]. Nature, 2017, 546(7659): 524-527.
- [13] HUANG Fangneng, QUARESHI J A, HEAD G P, et al. Frequency of *Bacillus thuringiensis* Cry1A. 105 resistance alleles in field populations of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in Louisiana and Florida [J]. Crop Protection, 2016, 83: 83-89.
- [14] ZHU Chengqi, NIU Ying, ZHOU Yiwan, et al. Survival and effective dominance level of a Cry1A. 105/Cry2Ab2-dual gene resistant population of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) on common pyramided Bt corn traits [J]. Crop Protection, 2019, 115: 84-91.
- [15] DAVIS F M, WISEMAN B R, WILLIAMS W P, et al. Insect colony, planting date, and plant growth stage effects on screening maize for leaf-feeding resistance to fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Florida Entomologist, 1996, 79: 317-328.
- [16] ABEL C A, WILSON R L, WISEMAN B R. Conventional resistance of experimental maize lines to the corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae), the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae), the southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae), and the sugarcane borer (Lepidoptera: Crambidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 2000, 93: 982-988.
- [17] NI Xinzhi, CHEN Yigen, HIBBARD B E, et al. Foliar resistance to fall armyworm in corn germplasm lines that confer resistance to root and ear-feeding insects [J]. Florida Entomologist, 2011, 94(4): 971-981.
- [18] NI Xinzhi, XU Wenwei, BLANCO M H, et al. Evaluation of elite corn inbred lines for multiple ear-colonizing insect and disease resistance [J]. Journal Economic Entomology, 2012, 105: 1457-1464.
- [19] NI Xinzhi, XU Wenwei, BLANCO M H, et al. Evaluation of fall armyworm resistance in maize germplasm lines using visual leaf injury rating and predator survey [J]. Insect Science, 2013, 21: 541-555.
- [20] FARIAS C A, BREWER M J, ANDERSON D J, et al. Native maize resistance to corn earworm, *Helicoverpa zea*, and fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, with notes on aflatoxin content [J]. Southwestern Entomologist, 2014, 39: 411-426.
- [21] ABEL C A, COATES B S, SCOTT M P. Evaluation of maize germplasm from Saint Croix for resistance to leaf feeding by fall armyworm [J]. Southwestern Entomologist, 2019, 44: 99-103.
- [22] MEIHLS L N, HANDRICK V, GLAUSER G, et al. Natural variation in maize aphid resistance is associated with 2, 4-di-

- hydroxy-7-methoxy-1, 4-benzoxazin-3-one glucosidomethyltransferase activity [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(6): 2341 - 2355.
- [23] WILLIAMS W P, DAVIS F M, WINDHAM G L. Registration of Mp708 germplasm line of maize [J]. *Crop Science*, 1990, 30: 757.
- [24] KHAIRALLAH M M, BOHN M, JIANG C, et al. Molecular mapping of QTL for southwestern corn borer resistance, plant height and flowering in tropical maize [J]. *Plant Breeding*, 1998, 117(4): 309 - 318.
- [25] JIANG Binghua, SIREGAR U, WILLEFORD K O, et al. Association of a 33-kilodalton cysteine proteinase found in corn callus with the inhibition of fall armyworm larval growth [J]. *Plant Physiology*, 1995, 108(4): 1631 - 1640.
- [26] PECHAN T, JIANG Binghua, STECKLER D S, et al. cDNA clones encoding cysteine proteinases from corn (*Zea mays* L.) callus [J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 40(1): 111 - 119.
- [27] PECHAN T, YE Lijun, CHANG Yumin, et al. A unique 33-kD cysteine proteinase accumulates in response to larval feeding in maize genotypes resistant to fall armyworm and other Lepidoptera [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(7): 1031 - 1040.
- [28] PECHAN T, COHEN A, WILLIAM W P, et al. Insect feeding mobilizes a unique plant defense protease that disrupts the peritrophic matrix of caterpillars [J]. *PNAS*, 2002, 99: 13319 - 13323.
- [29] SHIVAJI R, CAMAS A, ANKALA A, et al. Plants on constant alert; elevated levels of jasmonic acid and jasmonate-induced transcripts in caterpillar-resistant maize [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36(2): 179 - 191.
- [30] SMITH W E C, SHIVAJI R, WILLIAMS W P, et al. A maize line resistant to herbivory constitutively releases (E)- β -caryophyllene [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2012, 105(1): 120 - 128.
- [31] ERB M, REYMOND P. Molecular interactions between plants and insect herbivores [J]. *Annual Review Plant Biology*, 2019, 70: 527 - 557.
- [32] RYAN C A. Protease inhibitors in plants: genes for improving defenses against insects and pathogens [J]. *Annual Review Phytopathology*, 1990, 28: 425 - 449.
- [33] MITHOFER A, BOLAND W. Plant defense against herbivores: chemical aspects [J]. *Annual Review Plant Biology*, 2012, 63: 431 - 450.
- [34] PEÑAFLORES MFGV, ERB M, ROBERT C A M, et al. Oviposition by a moth suppresses constitutive and herbivore-induced plant volatiles in maize [J]. *Planta*, 2011, 234: 207 - 215.
- [35] RAY S, CALLEGARI P, ALVES M S, et al. Turnabout is fair play: herbivory-induce plant chitinases excreted in fall armyworm frass suppress herbivore defenses in maize [J]. *Plant Physiology*, 2016, 171: 694 - 706.
- [36] ACEVEDO FE, STANLEY BA, STANLEY A, et al. Quantitative proteomic analysis of the fall armyworm saliva [J]. *Insect Biochemistry Molecular Biology*, 2017, 86: 81 - 92.
- [37] BRIOSCHI D, NADALINI L D, BENGTON M H, et al. General up regulation of *Spodoptera frugiperda* trypsin and chymotrypsins allows its adaptation to soybean proteinase inhibitor [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2007, 37(12): 1283 - 1290.
- [38] WOUTERS F C, REICHLT M, GLAUSER G, et al. Reglucosylation of the benzoxazinoid DIMBOA with inversion of stereochemical configuration is a detoxification strategy in Lepidopteran herbivores [J]. *Angewandte Chemie*, 2014, 53: 11320 - 11324.
- [39] ACEVEDO F E, PEIFFER M, TAN C W, et al. Fall armyworm-associated gut bacteria modulate plant defense responses [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2017, 30: 127 - 137.
- [40] BUKOWSKI R, GUO Xiaosen, LU Yanli, et al. Construction of the third generation *Zea mays* haplotype map [J/OL]. *Giga-Science*, 2018, 7(4): 1 - 12.
- [41] ZUO Weiliang, CHAO Qing, ZHANG Nan, et al. A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut [J]. *Nature Genetics*, 2015, 47: 151 - 157.
- [42] YANG Qin, HE Yijian, KABAUMA M, et al. A gene encoding maize caffeoyl-CoA O-methyltransferase confers quantitative resistance to multiple pathogens [J]. *Nature Genetics*, 2017, 49: 1364 - 1372.
- [43] HOBALLAH M E, KOLLNER T G, DEGENHARDT J, et al. Costs of induced volatile production in maize [J]. *Oikos*, 2004, 105: 168 - 180.
- [44] LI Shengyan, WANG Hai, LI Fengqi, et al. The maize transcription factor *EREB58* mediates the jasmonate-induced production of sesquiterpene volatiles [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84: 296 - 308.
- [45] FU Jingye, LIU Qin, WANG Cheng, et al. ZmWRKY79 positively regulates maize phytoalexin biosynthetic gene expression and is involved in stress response [J]. *Journal Experimental Botany*, 2018, 69: 497 - 510.
- [46] QI Jinfeng, UL MALOOK S, SHEN Guojing, et al. Current understanding of maize and rice defense against insect herbivores [J]. *Plant Diversity*, 2018, 40: 189 - 195.
- [47] MIDEGA C A O, PITTCHAR J O, PICKETT J A, et al. A climate-adapted push-pull system effectively controls fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), in maize in east Africa [J]. *Crop Protection*, 2018, 105: 10 - 15.

(责任编辑: 杨明丽)