

棉铃虫性信息素生物合成研究进展

李 祥, 卢雯慧, 魏纪珍, 安世恒*

(河南农业大学植物保护学院, 小麦玉米作物学国家重点实验室, 河南省害虫绿色防控国际联合实验室, 郑州 450002)

摘要 性信息素是昆虫两性通讯的化学信号,在物种繁衍中担当着重要的角色。以性信息素为基础的害虫诱杀和交配干扰等防治手段具有灵敏度高、选择性强、对天敌安全、不污染环境等优点,在害虫综合治理和绿色防控体系应用中深受青睐。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 是一种世界性农业害虫,具有适应能力强和寄主广泛的特点,条件适宜时常大面积暴发成灾。以棉铃虫为代表的醛类性信息素的生物合成和调控过程,是目前研究较早也较为透彻的一类性信息素。本研究概述了棉铃虫性信息素的组分和功能,生物合成时的信号转导途径和调控机制,以及性信息素前体的生成和特异性组分的碳链修饰过程,并总结了当前研究的不足,旨在为今后的基础研究和生产应用提供指导。

关键词 棉铃虫; 性信息素; 生物合成; 性信息素合成激活肽

中图分类号: S 431 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2022458

Research progress in sex pheromone biosynthesis in *Helicoverpa armigera*

LI Xiang, LU Wenhui, WEI Jizhen, AN Shiheng*

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, State Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science, Henan International Laboratory for Green Pest Control, Zhengzhou 450002, China)

Abstract Sex pheromones serve as chemical signals for insect sexual communication and play an important role in species reproduction. Sex pheromone-based pest control techniques (like trapping and mating interference) are favored by integrated pest management and green control systems due to its characteristics of high sensitivity, strong selectivity, safety to natural enemies, and environmental friendliness. *Helicoverpa armigera* is a worldwide agricultural pest with strong adaptability and a wide range of hosts. This pest tends to break out on a large scale under favorable conditions. The biosynthesis and regulatory mechanism of aldehyde-type sex pheromones have been well elucidated using *H. armigera* as a model. This study summarized the components and functions of sex pheromones in *H. armigera*, the signal transduction pathways and regulatory mechanisms during biosynthesis, as well as the generation of sex pheromone precursors, and the carbon chain modification process of specific components. Moreover, this article also summarized the deficiencies of current research and provides a guidance for future basic research and practical applications.

Key words *Helicoverpa armigera*; sex pheromone; biosynthesis; pheromone biosynthesis activating neuropeptide

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae, 是一种世界性农业害虫。该虫适应能力强且寄主广泛,当外部环境适宜时常大面积暴发成灾^[1-2]。棉铃虫曾是我国和世界棉花种植产业的重要威胁^[3],后来随着转基因抗虫棉的大面积推广,在一定程度上抵御了棉铃虫的为害^[4];但是除棉花外,棉铃虫还受害玉米、高粱、小麦等粮食作物,以及辣椒、番茄、菜豆等蔬菜,

其寄主植物多达 30 多科 200 余种作物^[5-6]。我国幅员辽阔、地形复杂,农作物种植面积广、种类多、分布杂,农民对害虫的防治水平参差不齐,这都为棉铃虫的持续为害提供了便利。

化学杀虫剂是当前防治棉铃虫的重要手段,但长期、大量、不合理地使用化学农药已经造成了严重的生态污染和人畜安全问题。在过去的十多年间,全国农业技术推广服务中心连续对华北棉区的棉铃

收稿日期: 2022-08-02 修订日期: 2022-09-16

基金项目: 国家自然科学基金(31970472);河南省现代农业产业技术体系(HARS-22-09-G3);河南省高等学校重点科研项目(23A210005)

* 通信作者 E-mail: anshiheng@aliyun.com

虫进行了抗性监测,发现该虫对拟除虫菊酯类杀虫剂的抗药性已达到高抗水平(抗性倍数为 113~342 倍),对有机磷类(如辛硫磷)、双酰胺类(如氯虫苯甲酰胺)和大环内酯类药剂(如甲氨基阿维菌素苯甲酸盐)的抗性处于中等水平,并且这些抗性水平还在不断上升^[7-11]。与化学杀虫剂相比,Bt 杀虫蛋白具有靶向性强、不杀伤天敌、对环境友好等优点,转 Bt 基因棉花累计种植面积已超过 10 亿 hm^2 ^[4]。但是在 2008 年时,美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 对表达 Cry1Ac 杀虫蛋白的棉花产生了抗性,这成为首个 Bt 作物防治失败的案例^[12]。此后,转 Bt 基因棉田间防治失败的案例不断增加^[13-14],甚至在不同蛋白之间出现了交互抗性^[15]。近年来,棉铃虫对 Cry1Ac 的抗性也显著提高^[16-17]。鉴于棉铃虫对化学农药和转 Bt 基因作物的抗性问题日益严重,迫切需要新的治理手段和更为安全有效的综合防治策略。

大多数昆虫繁衍后代进行物种延续时是通过两性交配来完成的,这需要同一物种两性个体的成功相聚。性信息素(sex pheromone)是昆虫两性通讯的化学信号,在物种繁衍中担当着重要的角色。昆虫性信息素又称性外激素,是由特殊腺体所分泌的一类微量化学物质,对同种异性个体具有远距离引诱和促进交配的作用^[18]。鳞翅目蛾类通常依赖雌蛾释放的性信息素作为远距离信息交流的化学信号,这种信号是雄蛾成功搜寻到配偶的关键因子。在求偶期,雌蛾通过延伸产卵器末端来暴露其性信息素腺体(pheromone gland, PG),并释放性信息素;雄蛾能够感知这些化学物质并做出定向反应来完成交配。以性信息素为基础的害虫诱杀和交配干扰等防治手段具有灵敏度高、选择性强、对天敌安全、不污染环境等优点,在害虫综合治理和绿色防控体系应用中深受青睐。本研究概述了棉铃虫性信息素的组成和功能,生物合成时的信号转导途径和调控机制,以及性信息素前体的生成和特异性组分的碳链修饰过程,并总结了当前研究的不足,旨在为今后的基础研究和生产应用提供指导。

1 棉铃虫性信息素组分的鉴定和功能

对昆虫性信息素的成分鉴定始于 20 世纪 50 年代,Butenandt 等从 50 万头家蚕 *Bombyx mori* 雌蛾中分离并鉴定出了第一个昆虫性信息素——反 8,

顺 10-十六碳二烯-1-醇(*trans*-8, *cis*-10-hexadecadien-1-ol, E8, Z10-16:OH)^[19],由此开始了研究昆虫性信息素化学结构的时代。鳞翅目昆虫是农业上为害较重的一类害虫,这类昆虫视觉很差,但拥有发达的嗅觉交流机制,是昆虫性信息素研究的主要对象。目前已有超过 700 种蛾类的性信息素组分被鉴定出来(https://lepipheromone.sakura.ne.jp/pdb_top.html; <http://www.pherobase.com/>)。其中,大约 75% 的蛾类性信息素是长度在 10~18C 的直链脂肪族化合物,具有 0~3 个不饱和键,末端具有羟基、醛基或乙酰基等官能团,称为醇类、醛类或酯类性信息素;具有这样特征的蛾类性信息素也被定义为 I 型性信息素^[20]。

以棉铃虫为代表的醛类性信息素的生物合成和调控过程,是目前研究较早也较为透彻的一类性信息素。1977 年,首个被鉴定出的棉铃虫性信息素组分为顺-11-十六碳烯醛(*cis*-11-hexadecenal, Z11-16:Ald),是从雌蛾第八到第九腹节的节间膜处提取到的^[21]。随后通过固相微萃取和溶剂浸提的方法先后从 PG 中鉴定出了其他 9 种组分,包括顺-11-十六碳烯醇(*cis*-11-hexadecenol, Z11-16:OH)、顺-9-十六碳烯醛(*cis*-9-hexadecenal, Z9-16:Ald)、顺-7-十六碳烯醛(*cis*-7-hexadecenal, Z7-16:Ald)、十六醛(hexadecanal, 16:Ald)、十六醇(hexadecanol, 16:OH)、顺-9-十四碳烯醛(*cis*-9-tetradecenal, Z9-14:Ald)、十四醛(tetradecanal, 14:Ald)、壬醛(nonanal, 9:Ald)和庚醛(heptanal, 7:Ald)^[22-26]。

这 10 种化合物的含量在棉铃虫不同地理种群之间略有差异。其中, Z11-16:Ald 的含量显著高于其他组分,占性信息素总混合物的 90% 左右。大量室内和田间试验也证明了该物质是棉铃虫雌蛾吸引异性的关键物质^[21-24, 27-28]。实际上单一的 Z11-16:Ald 对雄蛾的吸引力并不高,加入 1%~10% 的 Z9-16:Ald 后能大大提高引诱效果^[24, 29]。这两种物质的混合被认为是棉铃虫性信息素的主要组分。通常, Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 的比例为 97:3 时,引诱效果最佳^[28]。有学者认为,其他几种组分可能是性信息素生物合成过程中的中间产物或副产物。但后来的研究发现, 9:Ald、Z9-14:Ald、Z7-16:Ald、Z11-16:OH 等物质不仅能够引起雄蛾触角强烈的电生理反应,将这些组分添加到棉铃虫性信息素主成分后,其引诱效果也发生了不同情况的变

化^[23-24, 30]。例如,在 Z11-16:Ald 与 Z9-16:Ald(97:3)的混合物中加入适量(0.3%)的 Z9-14:Ald 能大幅提升混合物对雄蛾的引诱能力^[24];但添加较高含量的 Z9-14:Ald 或 Z11-16:OH 则会显著抑制诱蛾效果^[23, 28]。进一步研究发现,Z11-16:OH 主要在雌蛾羽化初期时大量释放,以阻止雄蛾与尚未性成熟的雌蛾交配^[30-31]。Z7-16:Ald 不能提高雌蛾对雄蛾的远距离引诱效果,但在两性成虫近距离接触时,Z7-16:Ald 的存在能促进种群交配率的提高^[23]。其他化合物的具体生物学意义,还有待进一步的研究和发掘。

2 棉铃虫性信息素生物合成的信号转导

棉铃虫雌蛾通常在羽化后 2~3 d 的暗期 4.5 h 左右性信息素释放达到最高水平,求偶和交配高峰则发生在性信息素大量释放后的 2~3 h^[32]。昆虫交配需要在特定的发育阶段和光周期条件下进行,因此,性信息素的生物合成过程也需要被精准地调控。直接激发并控制棉铃虫性信息素生物合成的因子是性信息素合成激活肽(pheromone biosynthesis-activating neuropeptide, PBAN),这是一种由 33 个氨基酸组成的神经激素,在蛾类昆虫的进化中高度保守^[33-34]。大多数蛾类性信息素的合成和释放都受 PBAN 调控,这种调控作用会受到内部神经系统以及外部环境因子(如光照、昼夜节律、温度等)的共同影响。通常温度越低、光周期越短时棉铃虫性信息素组分的合成量就越高^[35];如果用异常光周期或不同光质处理雌蛾,会导致性信息素释放量下降,求偶节律混乱等情况^[36]。

在特定光暗周期为主的外部环境刺激下, PBAN 由昆虫咽下神经节(subesophageal ganglion, SOG)中的部分神经细胞合成和分泌,再经由血淋巴输送到 PG 细胞。血淋巴中的 PBAN 与 PG 细胞膜上的 G 蛋白偶联受体(PBANR)结合,利用 Ca^{2+} 和 cAMP 作为第二信使来完成性信息素生物合成的信号转导^[37-43]。一方面, PBAN 与 PBANR 结合后,激活细胞膜上的钙离子通道,促使细胞外的 Ca^{2+} 向内流动。伴随着细胞内 Ca^{2+} 浓度的升高,钙调蛋白(calmodulin, CaM)被激活并与钙调磷酸酶(calci-neurin, CaN)相结合。CaN 通过去磷酸化丝氨酸 84 和丝氨酸 92 位点来活化性信息素生物合成的限速酶——乙酰辅酶 A 羧化酶(acetyl coenzyme A car-

boxylase, ACC),该酶催化乙酰辅酶 A(acetyl coenzyme A, acetyl CoA)生成丙二酰辅酶 A(malonyl coenzyme A, malonyl CoA),并在脂肪酸合成酶(fatty acid synthases)的作用下生成长链脂肪酸,即性信息素特异性组分的前体物质^[42, 44-45]。PBAN/PBANR/ Ca^{2+} /CaN 信号通路在蛾类 I 型性信息素的生物合成中十分保守,在所有已检测的蛾类昆虫中均起着主导作用^[37-43, 46-49]。另一方面,在以棉铃虫为代表的醛类性信息素合成时, PBAN 能同时刺激腺苷酸环化酶(adenylate cyclase, AC)的活性,促进环腺苷酸(cyclic adenosine monophosphate, cAMP)的水平升高。cAMP 作为第二信使激活下游的蛋白激酶 A(protein kinase A, PKA),从而降低 AMP 激活蛋白激酶(AMP-activated protein kinase, AMPK)的活性。AMPK 是 ACC 的负调节因子,其活性被抑制能保证 CaN 对 ACC 的去磷酸化激活活性,最终使性信息素生物合成得以顺利进行^[42]。

在上述模型中, PBAN 同时利用 Ca^{2+} 和 cAMP 作为第二信使; PBAN/PBANR/ Ca^{2+} /CaN 信号通路与 PBAN/PBANR/cAMP/PKA 信号通路的共同作用保证了棉铃虫醛类性信息素的顺利合成。以家蚕为代表的醇类性信息素的生物合成仅依赖 PBAN/PBANR/ Ca^{2+} /CaN 一条信号转导途径,与棉铃虫明显不同^[34, 50-51]。酯类性信息素的生物合成研究较少,目前仅报道了亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 性信息素的 PBAN 信号转导机制,当主要成分顺-12-十六碳烯酯被合成时, PBAN 仅招募 Ca^{2+} 为第二信使, cAMP 的胞内水平未见明显变化^[49]。

3 棉铃虫性信息素特异性组分的合成

蛾类依赖其性信息素在结构方面的多样性(如链长、含氧官能团类型、双键的数量和位置等)以及各组分的精确释放比例来促进种内两性通讯,并维持种间生殖隔离^[20]。蛾类性信息素往往由两种或两种以上的化学物质组成,其中一种化学物质含量较高,为主要成分,如家蚕性信息素主要由 E8, Z10-16:OH 和反 10, 顺 12-十六碳二烯醛(*trans*-10, *cis*-12-hexadecadienal, E10, Z12-16:Ald)两种组分构成,其中 E8, Z10-16:OH 的含量高达 92%^[52]。有趣的是,烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*、棉铃虫、烟青虫

Helicoverpa assulta 和 *H. subflexa* 等多种夜蛾科昆虫都是利用特定混合比例的 Z9-16:Ald 和 Z11-16:Ald 作为自身的性信息素成分;甚至在人工干预下,棉铃虫和烟青虫可以杂交并产生不育后代^[53]。因此可以认为,性信息素各组分之间的合成滴度与释放比例控制是昆虫准确识别同种异性并维持种间隔离的关键。

3.1 棉铃虫性信息素特异性组分的合成

大多数雌蛾释放的性信息素组分是末端具有不同官能团的不饱和脂肪链,前体物质经过去饱和、碳链缩短、官能团生成等碳链修饰反应,最终生成具有生物活性的信息化合物^[54]。去饱和酶(desaturase, Δ)、脂肪酰基还原酶(fatty acyl-CoA reductase, FAR)、醇氧化酶(alcohol oxidase),以及 β -氧化途径相关酶(β -oxidation related-enzyme)被认为是参与前体脂肪链合成后步骤的主要功能酶系,负责特异性性信息素组分的生成^[42, 55]。当前对特异性组分合成调控的研究主要集中在对去饱和酶和 FAR 的功能鉴定上。其中,去饱和酶主要负责性信息素前体中双键或三键的形成;通过在脂肪链中的特定位置引入氧原子,后经脱氢反应生成 H_2O ,形成顺式或反式的不饱和结构^[56]。FAR 主要负责将性信息素的脂肪链前体末端的脂酰辅酶 A 催化生成相应的醇类,后经氧化作用或乙酰化反应生成相应的醛类或酯类化合物^[57]。

在棉铃虫中,经过 PBAN 的激活作用和级联反应生成了性信息素前体,即十六碳酰基辅酶 A(16:CoA)和少量十八碳酰基辅酶 A(18:CoA)。研究发现,棉铃虫 PG 细胞的转录组中同时包含 $\Delta 11$ 和 $\Delta 9$ 这两类去饱和酶基因,且 $\Delta 11$ 基因的表达水平显著高于 $\Delta 9$,这与棉铃虫性信息素混合物中 Z11-16:Ald 与 Z9-16:Ald 的比例接近。有学者因此推测 $\Delta 11$ 主要通过作用在 16:CoA 而形成 Z11-16:CoA (Z11-16:Ald 的合成前体),而 $\Delta 9$ 则利用 16:CoA 为前体生成 Z9-16:CoA (Z9-16:Ald 的合成前体)^[58-60]。这一推测在烟青虫的研究中得到了验证,但是棉铃虫中的情况似乎并不支持这一推论。甚至有学者指出,在棉铃虫 PG 中未发现 $\Delta 9$ 的表达(这可能是受当时的测序条件限制, $\Delta 9$ 的表达丰度过低而未能检测到)。关于棉铃虫性信息素主要组分 Z11-16:Ald 的形成,学者们的意见比较一致,都认为是 16:CoA 在 $\Delta 11$ 的氧化作用下,首先形成不饱

和的 Z11-16:CoA,再在 FAR 的催化作用下生成 Z11-16:OH,后经醇氧化酶的作用最终生成 Z11-16:Ald^[54, 58-62]。在合成次要组分 Z9-16:Ald 时,比较认可的途径是 18:CoA 作为前体物质经过 $\Delta 11$ 的氧化作用先生成 Z11-18:CoA,再经过 β -脂肪氧化途径去除两个碳原子后形成 Z9-16:CoA。Z9-16:CoA 再经过酰基还原作用和醇氧化作用生成少量的 Z9-16:Ald。美洲棉铃虫与棉铃虫具有相似的性信息素组成,这一推论也在对美洲棉铃虫的研究中得到了验证^[59, 62-63](图 1)。

3.2 棉铃虫性信息素特异性组分的比例控制

性信息素特异性组分的合成及滴度控制主要依赖脂肪链前体合成后的碳链修饰过程,其中, FAR 和去饱和酶基因的适量表达可能是维持性信息素各组分适宜释放比例的重要因素。对不同亚型的欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 性信息素生物合成进行研究时发现,长链脂肪酸前体的总量对各组分最终合成滴度的影响很小,而 FAR 是调节性信息素各组分释放比例的关键因子^[64]。也有学者提出,棉铃虫中特异性的去饱和酶可能是产生不同性信息素组分的关键因素^[58-59]。但如前文所述,棉铃虫两种主要组分的生物合成均依赖于 $\Delta 11$,这与该结论似乎矛盾。Hagström 等构建酵母表达体系对以烟芽夜蛾为主的 4 种蛾类(包括棉铃虫)的性信息素合成进行了研究,指出 FAR(而非去饱和酶)对底物的半选择性(semi-selective)是维持各组分特定合成比例的一个重要因素^[63]。结合特异性组分的合成机制,推测 FAR 的底物偏好性可能是控制棉铃虫 Z11-16:Ald 和 Z9-16:Ald 合成比例的关键因素,但具体的调控机制还有待进一步的明确。

4 棉铃虫性信息素生物合成的终止调控

由 PBAN 介导的棉铃虫等蛾类昆虫的性信息素生物合成的激活机制已经被较好地阐明,但关于性信息素合成的终止调控研究非常有限。性肽(sex peptide)是一种产生于雄性附腺的小分子肽,能通过交配传递给雌性昆虫,用于抑制其性信息素的合成和释放^[65-67]。将纯化后的黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的性肽注射到雌虫体内,可以降低雌虫对雄虫的敏感性,使雌虫拒绝交配,并刺激其产卵。研究还发现,性肽能够同时刺激保幼激素(juvenile hormone, JH)含量升高^[65-66]。有趣的是,性肽能够

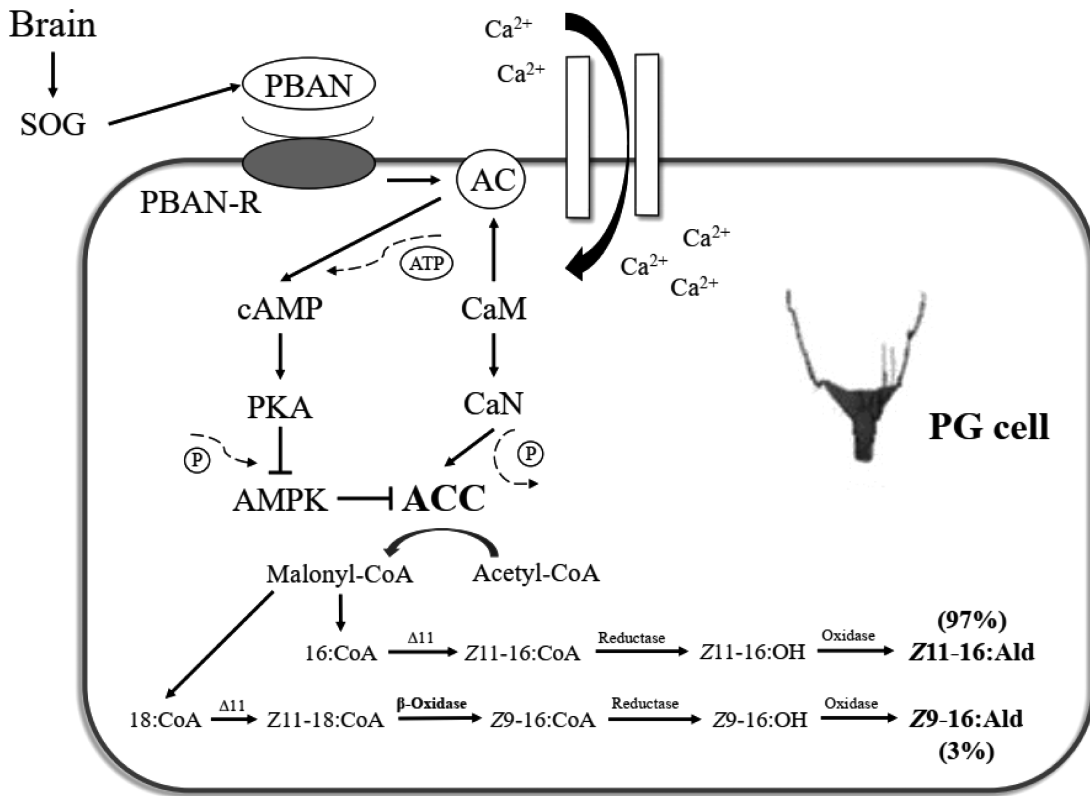


图 1 棉铃虫性信息素生物合成模式图

Fig. 1 Pattern of sex pheromone biosynthesis in *Helicoverpa armigera*

跨物种发挥作用,将纯化后的果蝇性肽注射到棉铃虫体内,发现了与果蝇相似的抑制作用,以及 JH 滴度的显著上升^[68]。

JH 可能是抑制性信息素生物合成的另一个关键因子。用 JH 处理新羽化的棉铃虫未交配雌蛾, PBANR 的表达水平显著降低,进而抑制了性信息素的合成和释放。而交配所导致的棉铃虫雌蛾 JH 的水平上升,也关联了其性信息素释放量的减少^[69-70]。这似乎都说明 JH 可能是降低性信息素生物合成的一个重要因素。但是也有研究发现,用 JH 处理羽化前 1 d 的雌蛹,能诱导 PG 提前响应 PBAN 信号,启动性信息素的合成^[70]。关于 JH 在蛾类性信息素的生物合成中的具体功能还存在争议,还需要更深入的研究。

Yang 等^[71] 最新的研究揭示了章鱼胺 (octopamine) 终止棉铃虫性信息素生物合成的新机制。他们发现,棉铃虫性信息素释放水平与体内章鱼胺滴度呈负相关,用章鱼胺处理后,雌蛾性信息素的合成被显著抑制。进一步发现章鱼胺利用 Oct β R 为功能受体,通过抑制细胞内 Ca^{2+} 水平的上升和下游

CaN/ACC 的活性来阻止 PBAN 信号的转导,最终终止棉铃虫性信息素的生物合成^[71] (图 2)。

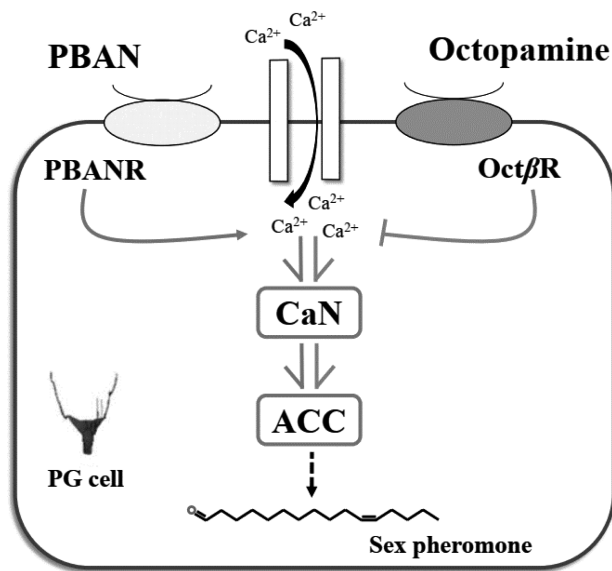


图 2 章鱼胺终止棉铃虫性信息素生物合成的调控机制 (仿 Yang 等^[71])

Fig. 2 Termination mechanism of sex pheromone biosynthesis in *Helicoverpa armigera* by octopamine (The picture was after Yang, et al^[71])

5 总结与展望

鳞翅目是昆虫纲的第二大目,包含 20 多万个已知物种,其中 90% 为蛾类昆虫。尽管不同种类的飞蛾在形态和生物学上存在差异,但是由于蛾类昆虫几乎不依赖视觉功能,大多数蛾类在两性交配时以性信息素作为种内沟通的信号物质,这类具有种间特异性的化合物是保证种群有序繁衍的重要因子。了解性信息素的生物合成及调控机制,对于了解昆虫化学通讯的奥秘、揭示害虫暴发的机理以及指导田间应用等都具有重要的意义。

本文以棉铃虫为例,总结了蛾类昆虫中醛类性信息素生物合成和调控的一般机制,这对于研究其他蛾类性信息素的生物合成机制具有借鉴和比较意义。尽管棉铃虫性信息素的研究相比其他昆虫较为完善,但仍有许多盲点有待进一步阐明。这包括:1) 从棉铃虫 PG 中鉴定出的多种次要组分的功能还有待进一步研究,尤其是这些化合物在两性成虫近距离接触时是否具有行为调控功能,以及发挥了怎样的作用,都还有待发掘和阐明;2) 尽管不少研究已经揭示了去饱和酶和 FAR 能够控制棉铃虫等蛾类性信息素各组分的种类和滴度,但调控机制尚不明确;3) 性信息素释放的终止调控是环境、行为、激素等多重因素的综合作用,当前对终止机制的内在分子机理研究较少,关键基因的发掘和功能鉴定,以及磷酸化蛋白组学的调控机制等都不清楚;4) 以棉铃虫为代表的醛类性信息素与酯类或醇类性信息素在生物合成和调控方面的异同点,也是今后研究的重点方向。此外,如何将当前和今后的理论研究成果融入到害虫绿色防控和综合治理体系,也是学者们需要考虑的问题,这提示我们今后应该更加注重以应用为导向的机理研究。

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.
[2] 汤锋,岳永德,花日茂. 棉铃虫抗药性的研究进展[J]. 安徽农业大学学报,1998,25(3):255-259.
[3] 李雪源,王俊铎,梁亚军,等. 新疆转基因抗虫棉发展回顾、现状及建议[J]. 中国棉花,2019,46(8):4-5.
[4] SCHULMAN A H. The impact of GM crops on agriculture [M]// ANDERSEN V. Genetically modified and irradiated food. St. Salt Lake: American Academic Press, 2020:195-213.
[5] 王厚振,华尧楠,牟吉元. 棉铃虫预测预报与综合治理[M]. 北

京:中国农业出版社,1999:3-77,503-613.
[6] WU Kongming, LU Yanhui, FENG Hongqiang, et al. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton [J]. Science, 2008, 321(5896):1676-1678.
[7] 张帅. 2016 年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. 中国植保导刊, 2017, 37(3):56-59.
[8] 张帅. 2017 年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. 中国植保导刊, 2018, 38(4):52-56.
[9] 张帅. 2018 年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(3):63-67.
[10] 张帅. 2019 年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. 中国植保导刊, 2020, 40(3):64-69.
[11] 张帅. 2020 年全国农业有害生物抗药性监测结果及科学用药建议[J]. 中国植保导刊, 2021, 41(2):71-78.
[12] TABASHNIK B E, GASSMANN A J, CROWDER D W, et al. Insect resistance to Bt crops: Evidence versus theory [J]. Nature Biotechnology, 2008, 26(2):199-202.
[13] TABASHNIK B E. Biotechnology tips for battling billion-dollar beetles [J]. Science, 2016, 354(6312):552-553.
[14] TABASHNIK B E, CARRIÈRE Y. Surge in insect resistance to transgenic crops and prospects for sustainability [J]. Nature Biotechnology, 2017, 35(10):926-935.
[15] CARRIÈRE Y, CRICKMORE N, TABASHNIK B. Optimizing pyramided transgenic Bt crops for sustainable pest management [J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(2):161-168.
[16] ZHANG Dandan, JIN Minghui, YANG Yanchao, et al. Synergistic resistance of *Helicoverpa armigera* to Bt toxins linked to cadherin and ABC transporters mutations [J/OL]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2021, 137: 103635. DOI: 10.1016/j.ibmb.2021.103635.
[17] ZHANG Haonan, TIAN Wen, ZHAO Jing, et al. Diverse genetic basis of field-evolved resistance to Bt cotton in cotton bollworm from China [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(26):10275-10280.
[18] YEW J Y, CHUNG H. Insect pheromones: An overview of function, form, and discovery [J]. Progress in Lipid Research, 2015, 59:88-105.
[19] BUTENANDT A, BECKMANN R, STAMM D, et al. Über den sexual-lockstoff des seidenspinners *Bombyx mori* - reindarstellung und konstitution [J]. Zeitschrift für Naturforschung Part B-Chemie Biochemie Biophysik Biologie und Verwandten Gebiete, 1959, 14(4):283-284.
[20] ANDO T, INOMATA S, YAMAMOTO M. Lepidopteran sex pheromones [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2004:51-96.
[21] PICCARDI P, CAPIZZI A, CASSANI G, et al. A sex pheromone component of the old world bollworm *Heliothis armigera* [J]. Journal of Insect Physiology, 1977, 23(11/12):1443-1445.
[22] NESBITT B F, BEEVOR P S, HALL D R, et al. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis ar-*

- migera* [J]. Journal of Insect Physiology, 1979, 25 (6): 535 - 541.
- [23] KEHAT M, DUNKELBLUM E. Behavioral responses of male *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths in a flight tunnel to combinations of components identified from female sex pheromone glands [J]. Journal of Insect Behavior, 1990, 3 (1): 75 - 83.
- [24] ZHANG Jinping, SALCEDO C, FANG Yuling, et al. An overlooked component: (Z)-9-tetradecenol as a sex pheromone in *Helicoverpa armigera* [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 58(9): 1209 - 1216.
- [25] 鲁玉杰, 张孝羲, 翟保平. 固相微量萃取法在棉铃虫性信息素研究中的应用[J]. 南京农业大学学报, 2001, 24(2): 49 - 52.
- [26] 张金平, 张钟宁. 棉铃虫性信息物质研究进展[J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(1): 259 - 267.
- [27] KEHAT M, GOTHILF S, DUNKELBLUM E, et al. Field evaluation of female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1980, 27(2): 188 - 193.
- [28] WU Deming, YAN Yunhua, CUI Junrong. Sex pheromone components of *Helicoverpa armigera*: Chemical analysis and field tests [J]. Entomologia Sinica, 1997, 4(4): 350 - 356.
- [29] NESBITT B F, BEEVOR P S, HALL D R, et al. (Z)-9-hexadecenal: A minor component of the female sex pheromone of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1980, 27(3): 306 - 308.
- [30] 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.
- [31] HUGHES G P, CARDÉ R T. Do *Helicoverpa armigera* moths signal their fecundity by emission of an antagonist? [J]. Journal of Chemical Ecology, 2020 46(1): 21 - 29.
- [32] RAFAELI A, SOROKER V. Cyclic AMP mediation of the hormonal stimulation of ^{14}C -acetate incorporation by *Heliothis armigera* pheromone glands *in vitro* [J]. Molecular and Cellular Endocrinology, 1989, 65: 43 - 48.
- [33] RAINA A K, KLUN J A. Brain factor control of sex pheromone production in the female corn earworm moth [J]. Science, 1984, 225(4661): 531 - 533.
- [34] SHIOMI K. Pheromone biosynthesis activating neuropeptide [M]// ANDO H, UKENA K, NAGATA H. Handbook of hormones. St. Salt Lake: American Academic Press, 2021: 725 - 727.
- [35] 鲁玉杰, 张孝羲, 翟保平. 温度和光周期对棉铃虫雌性信息素成分的含量与比例的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(4): 566 - 570.
- [36] 刘云国, 许少甫, 杜家纬. 光因子对棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 雌蛾性信息素产生及其求偶行为的影响[J]. 生态学报, 2001, 21(1): 112 - 116.
- [37] JURENKA R A, JACQUIN E, ROELOFS W L. Stimulation of pheromone biosynthesis in the moth *Helicoverpa zea*: Action of a brain hormone on pheromone glands involves Ca^{2+} and cAMP as second messengers [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1991, 88 (19): 8621 - 8625.
- [38] JURENKA R A. Signal transduction in the stimulation of sex pheromone biosynthesis in moths [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 1996, 33(3/4): 245 - 258.
- [39] SOROKER V, RAFAELI A. Multi-signal transduction of the pheromonotropic response by pheromone gland incubations of *Helicoverpa armigera* [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1995, 25(1): 1 - 9.
- [40] RAFAELI A, BOBER R, BECKER L, et al. Spatial distribution and differential expression of the PBAN receptor in tissues of adult *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Insect Molecular Biology, 2007, 16(3): 287 - 293.
- [41] RAFAELI A. Pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN): Regulatory role and mode of action [J]. General and Comparative Endocrinology, 2009, 162(1): 69 - 78.
- [42] DU Mengfang, LIU Xiaoguang, MA Nana, et al. Calcineurin-mediated dephosphorylation of acetyl-CoA carboxylase is required for pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN)-induced sex pheromone biosynthesis in *Helicoverpa armigera* [J]. Molecular & Cellular Proteomics, 2017, 16 (12): 2138 - 2152.
- [43] YAO Shuangyan, ZHANG Yunhui, CHANG Yanpeng, et al. Pyruvate kinase is required for sex pheromone biosynthesis in *Helicoverpa armigera* [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2021, 12: 707389. DOI: 10.3389/fphys.2021.707389.
- [44] TSFADIA O, AZRIELI A, FALACH L, et al. Pheromone biosynthetic pathways: PBAN-regulated rate-limiting steps and differential expression of desaturase genes in moth species [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2008, 38(5): 552 - 567.
- [45] MATSUMOTO S, OHNISHI A, LEE J M, et al. Unraveling the pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN) signal transduction cascade that regulates sex pheromone production in moths [J]. Vitamin Hormone, 2010, 83: 425 - 445.
- [46] FÓNAGY A, MATSUMOTO S, UCHIUMI K, et al. Action of pheromone biosynthesis activating neuropeptide on pheromone glands of *Bombyx mori* and *Spodoptera litura* [J]. Journal of Pesticide Science, 1992, 17(1): 47 - 54.
- [47] FÓNAGY A, MATSUMOTO S, UCHIUMI K, et al. Role of calcium ion and cyclic nucleotides in pheromone production in *Bombyx mori* [J]. Journal of Pesticide Science, 1992, 17(2): 115 - 121.
- [48] FÓNAGY A, YOKOYAMA N, OZAWA R, et al. Involvement of calcineurin in the signal transduction of PBAN in the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 1999, 124(1): 51 - 60.

- [49] YAO Shuangyan, ZHOU Shuai, LI Xiang, et al. Transcriptome analysis of *Ostrinia furnacalis* female pheromone gland: esters biosynthesis and requirement for mating success [J/OL]. *Frontiers in Endocrinology*, 2021, 12: 736906. DOI: 10.3389/fendo.2021.736906.
- [50] HULL J J, KAJIGAYA R, IMAI K, et al. The *Bombyx mori* sex pheromone biosynthetic pathway is not mediated by cAMP [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(8): 782–793.
- [51] HULL J J, OHNISHI A, MOTO K, et al. Cloning and characterization of the pheromone biosynthesis activating neuropeptide receptor from the silkworm, *Bombyx mori* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, 279(49): 51500–51507.
- [52] KAISSLING K E, KASANG G, BESTMANN H J, et al. A new pheromone of the silkworm moth *Bombyx mori* [J]. *Naturwissenschaften*, 1978, 65(7): 382–384.
- [53] WANG Chenzhu, Dong Junfeng. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(6): 489–491.
- [54] FOSTER S P. Reinvestigation of sex pheromone biosynthesis in the moth *Trichoplusia ni* reveals novel quantitative control mechanisms [J/OL]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2022, 140(1): 103700. DOI: 10.1016/j.ibmb.2021.103700.
- [55] MATSUMOTO S. Molecular mechanisms underlying sex pheromone production in moths [J]. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2010, 74(2): 223–231.
- [56] MONROIG Ó, SHU-CHIEN A C, KABEYA N, et al. Desaturases and elongases involved in long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in aquatic animals: From genes to functions [J/OL]. *Progress in Lipid Research*, 2022, 86: 101157. DOI: 10.1016/j.plipres.2022.101157.
- [57] LIANG Xiao, CHEN Qing, WU Chunling, et al. Reference gene selection for analyzing the transcription patterns of two fatty acyl-CoA reductase genes from *Paracoccus marginatus* (Hemiptera: Pseudococcidae) [J/OL]. *Journal of Insect Science*, 2021, 21(5): 11. DOI: 10.1093/jisea/ieab072.
- [58] LI Ruiting, NING Chao, HUANG Lingqiao, et al. Expressional divergences of two desaturase genes determine the opposite ratios of two sex pheromone components in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2017, 90(9): 90–100.
- [59] WANG Honglei, ZHAO Chenghua, WANG Chenzhu. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, 35(6): 575–583.
- [60] LI Zhaoqun, ZHANG Shuai, LUO Junyu, et al. Transcriptome comparison of the sex pheromone glands from two sibling *Helicoverpa* species with opposite sex pheromone components [J/OL]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 9324. DOI: 10.1038/srep09324.
- [61] JURENKA R A, SUBCHEV M, ABAD J L, et al. Sex pheromone biosynthetic pathway for disparlure in the gypsy moth, *Lymantria dispar* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(3): 809–814.
- [62] CHOI M Y, HAN K S, BOO K S, et al. Pheromone biosynthesis pathways in the moths *Helicoverpa zea* and *Helicoverpa assulta* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32(11): 1353–1359.
- [63] HAGSTRÖM A K, LIÉNARD M A, GROOT A T, et al. Semi-selective fatty acyl reductases from four *Heliothine* moths influence the specific pheromone composition [J/OL]. *PLoS ONE*, 2012, 7(5): e37230. DOI: 10.1371/journal.pone.0037230.
- [64] ZHU J W, ZHAO C H, LU F, et al. Reductase specificity and the ratio regulation of E/Z isomers in pheromone biosynthesis of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1996, 26(2): 171–176.
- [65] KUBLI E. The *Drosophila* sex-peptide: A peptide pheromone involved in preproduction [J]. *Advances in Developmental Biochemistry*, 1996, 4: 99–128.
- [66] CHEN P S, STUMM-ZOLLINGER E, AIGAKI T, et al. A male accessory gland peptide that regulates reproductive behavior of female *D. melanogaster* [J]. *Cell*, 1988, 54(3): 291–298.
- [67] KINGAN T G, THOMAS-LAEMONT P A, RAINA A A K. Male accessory gland factors elicit change from “virgin” to “mated” behavior in the female corn earworm moth *Helicoverpa zea* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1993, 183(1): 61–76.
- [68] FAN Yongliang, RAFAELI A, MOSHITZKY P, et al. Common functional elements of *Drosophila melanogaster* seminal peptides involved in reproduction of *Drosophila melanogaster* and *Helicoverpa armigera* females [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 30(8/9): 805–812.
- [69] RAFAELI A, BOBER R. The effect of the juvenile hormone analog, fenoxycarb on the PBAN-receptor and pheromone production in adults of the moth *Helicoverpa armigera*: An “aging” hormone in adult females? [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51(4): 401–410.
- [70] BOBER R, RAFAELI A. Gene-silencing reveals the functional significance of pheromone biosynthesis activating neuropeptide receptor (PBAN-R) in a male moth [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(39): 16858–16862.
- [71] YANG Yue, MA Xingyu, ZHANG Long, et al. Octopamine terminates sex pheromone biosynthesis by suppressing PBAN signal in moths [J]. *Insect Molecular Biology*, 2022, 31(5): 647–658.

(责任编辑: 杨明丽)