

害虫的遗传与行为调控^{*}

魏佳宁¹ 王宪辉¹ 孙玉诚¹ 鲁 敏¹ 张永军² 王桂荣² 徐卫华³ 康 乐^{1**}

(1. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101;

2. 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;

3. 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室 广州 510275)

摘 要 本文综述了昆虫的行为遗传机制、昆虫的发育与变态、昆虫对主要环境因子变化的响应、害虫与寄主植物的化学通讯和多营养级信息网及其对昆虫行为调控等国内外研究进展,提出了害虫治理要从杀灭防治转变为行为调控的新思路和新理念,认为未来的研究将围绕害虫暴发成灾的遗传与行为机理等科学问题,通过深入研究害虫发育变态、行为遗传,及其对关键生态因子和食物网内信号物质适应机制,揭示影响害虫发生的内外关键因素,寻找基于基因和生态调控行为治理害虫的新技术和新方法,为有效开展害虫治理、减少化学农药做出贡献。

关键词 行为遗传, 发育与变态, 环境因子, 化学通讯, 多营养级信息网, 昆虫行为调控

Mechanisms for controlling insects by manipulating their genetics and behavior from gene to ecosystem

WEI Jia-Ning¹ WANG Xian-Hui¹ SUN Yu-Cheng¹ LU Min¹ ZHANG Yong-Jun²
WANG Gui-Rong² XU Wei-Hua³ KANG Le^{1**}

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology,

Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant

Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences,

Beijing 100193, China; 3. State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract We here review recent progress in research on insect behavior and genetics, focusing on developmental metamorphosis, behavioral genetics, the adaptation of insect pests to key ecological factors and semiochemicals in food webs. We suggest, that profound study of the unique ecological features of insects, such as metamorphosis, gregarization, migration, and chemotaxis, and studies on developmental metamorphosis, behavioral genetics, and the adaptation of insects to elevated CO₂, temperature, pesticides, and chemical signals in food webs, will lead to the external and internal factors associated with outbreaks of insect pests being fully elucidated with great significance for sustainable agriculture, the economy and the safety and security of the environment and world food supply. We conclude that the ultimate objective of insect pest management is to develop novel methods and techniques for gene- and ecology-based behavior-manipulated strategies in agricultural fields.

Key words behavioral genetics, developmental metamorphosis, environmental factors, chemical communication, semiochemicals in food webs, behavior-manipulated strategies

虫害是我国农业生产持续稳定发展的重要限制因素之一,而害虫防治过程中化学农药的大量使用又是我国社会、经济、生态环境和食品安全的

重大隐患。当今,人类还面临重大害虫持续暴发成灾和次要害虫上升为主要害虫的严峻形势。害虫暴发成灾是灾害性昆虫的遗传特征及其行为的

* 资助项目:国家重点基础研究发展计划 973 项目(2012CB114105)和国家基金项目(30921063 和 31170361)。

** 通讯作者, E-mail: lkang@ioz.ac.cn

收稿日期:2012-02-16, 接受日期:2012-02-28

内部调节机制复杂 (Zhu-Salzman *et al.*, 2005; Kang *et al.*, 2009; Guo *et al.*, 2011), 以及生存的外界环境因子不断变化的结果 (Tomas *et al.*, 2009)。近些年, 随着测序技术和相关生物信息学的迅速发展, 以及人类基因组计划在生物医学和基因组药学取得的卓越成果, 使人们意识到昆虫基因组将对益虫的利用和害虫的治理起到重要作用。近期, 科学家发起了 5 000 种重要昆虫基因组测序计划 (Robinson *et al.*, 2011), 预期随着越来越多害虫基因图谱的解析, 将为深入解析害虫发生的内部调节机制带来机遇。同时, 人们认识到气候变暖, 生物入侵及转基因作物种植等环境因子改变对害虫适应性和行为机制的影响 (Kurs *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2010)。本文将在综述国内外有关昆虫的行为遗传机制、昆虫的发育与变态、昆虫对主要环境因子变化的响应、害虫与寄主植物的化学通讯、多营养级信息网对昆虫行为调控等研究进展基础上, 提出了未来害虫防治策略和研究重点。

1 昆虫的行为遗传机制

行为遗传学是 21 世纪生命科学领域交叉研究的前沿和热点。近年来, 随着分子生物学和基因组学的蓬勃发展, 突破了基于突变体筛选的传统技术手段的限制, 使行为遗传学发展迅速。现在昆虫系统中, 尤其是对模式昆虫行为的遗传机理已有了较好的理解。以生殖行为为例, Wheeler 等人 (1991) 发现果蝇的求偶鸣叫行为受到 *period* 基因表达的调控。而果蝇、家蚕的交配行为被几类 G 蛋白偶联受体和转录因子 (*fruitless*) 控制 (Baker *et al.*, 2001; Bray and Amrein, 2003; Sakurai *et al.*, 2004)。Wang 等人 (2008) 发现一类 *Cyp6a20* 可参与调控果蝇受种群密度影响的与雄性竞争相关的攻击行为。对于觅食行为来说, 一类被称为 *foraging* 的环鸟苷酸依赖的蛋白激酶基因参与了果蝇、蜜蜂、蚂蚁等昆虫的行为调节 (Osborne *et al.*, 1997; Ben-Shahar *et al.*, 2002; Lucas and Sokolowski, 2009)。Wu 等人 (2003) 还发现神经肽 Y 的表达可影响果蝇的集群取食行为。而在蜜蜂觅食性工蜂和抚育性工蜂摄食行为转化的过程中, 卵黄原蛋白和胰岛素受体基因的表达起到重要作用 (Wang *et al.*, 2010)。其它行为, 例如, 一类节律基因 *Cry* 可以通过感受太阳光

的方向调控美洲帝王蝶的定向迁飞行为 (Merlin *et al.*, 2009)。在果蝇中, 这个基因还参与了对光依赖的磁感受的调控 (Gegear *et al.*, 2008)。对于社会性昆虫“阶层”的分化机制, 也已取得了一些进展。如, *Hexamerin* 基因被证明可以参与到白蚁从工蚁到兵蚁的转换 (Zhou *et al.*, 2006)。DNA 甲基化机制被发现, 如在蜜蜂从工蚁到蜂王的转换中 DNA 甲基化起到重要的调控作用 (Kucharski *et al.*, 2008)。然而, 这些工作主要基于几种模式昆虫开展的, 阐释的行为遗传机制还远远代表不了丰富的昆虫纲其它物种。尤其是众多农业害虫或者其天敌昆虫, 具有许多与农业生产关系密切的独特行为学特性。由于受到遗传学和基因组信息缺乏的限制, 对这些昆虫的行为遗传学研究还非常少。但随着测序技术和基因敲减技术的发展, 大规模鉴定非模式生物的基因功能已成为可能。这将为害虫行为遗传机制的深入研究带来前所未有的机遇。

我国昆虫行为遗传学的研究, 近些年在重要农业害虫上也取得了长足的进展, 特别是关于飞蝗型变机制的研究取得重大突破。最近的研究表明嗅觉相关基因的表达参与了集群行为的转变 (Guo *et al.*, 2011), 而多巴胺代谢途径的基因在型的维持上具有重要作用 (Ma *et al.*, 2011)。这些研究为进一步理解和阐释飞蝗的型变机制奠定了很好的基础。可见我国在重大害虫的遗传与行为分子调控机理方面已经具备很强的国际竞争力。

2 昆虫的发育与变态

昆虫的生长发育的两大特征是快速发育和蜕皮变态。多数昆虫在数周之内体重增加约 10 000 倍 (人大约在 20 年里仅增加 20 ~ 30 倍), 快速生长发育导致大量取食, 危害农作物。在昆虫生长发育过程中, 蜕皮变态是昆虫的最大特征, 通过蜕皮, 个体迅速增大; 通过变态, 例如从蛹到成虫, 获得飞翔能力, 扩大生活范围和增加生存机会, 同时危害农作物的概率剧增。所以昆虫的发育与变态研究一直受到国际上广泛的关注, 过去的研究证明发育与变态是内分泌控制的, 通过脑的促 (或抑) 前胸腺激素、促 (或抑) 咽侧体素分别调节蜕皮激素、保幼激素, 而蜕皮激素与保幼激素的相互作用引发昆虫生长发育、变态蜕皮的一般规律

(Gade *et al.*, 1997)。

伴随分子生物学的进步,许多与发育、变态相关的基因被陆续鉴定,取得一系列重大的发现和进展(Zitnan and Adams, 2005),但是发育与变态是非常复杂的生物学过程,个别的基因研究依然无法回答这些科学问题。近年来基因组、转录组、蛋白组等组学的发展以及许多新技术的应用,看到众多的基因同时调节某一个生物学问题。现在需要回答众多基因如何组成一个调节网络,单个基因如何在一个系统中发挥作用。例如,环境条件如何作用于昆虫,昆虫如何应答环境刺激,导致哪些基因表达来调控相关激素,同时在转录、翻译、蛋白修饰等水平上如何启动发育与变态的程序(Talamillo *et al.*, 2008; Gomez-Orte and Belles, 2009; Graveley *et al.*, 2010)。在不同的环境条件下,昆虫可以选择发育或滞育,什么关键基因在选择性发育这个行为过程中起作用(Denlinger *et al.*, 2005)? 昆虫有幼虫蜕皮与变态蜕皮,这个行为过程是如何控制的(Riddiford, 2008)? 昆虫在生长发育过程中,许多生理和行为方面均具有内在的活动节律和生物钟,如发育与蜕皮、学习与记忆、行为节律等是如何被调节的(Stoleru *et al.*, 2007)? 除了少数参与发育与变态的基因为人们认识,大部分的基因及其调节机制仍然不清楚。分子生物学的巨大进展使人们认识到所有生长发育、蜕皮变态、生物节律都是基因控制的,找到调节这些生理现象的重要或关键基因是最初也是最重要的一步,也是利用这些基因开展害虫治理的基础(King-Jones and Thummel, 2005)。

3 昆虫对主要环境因子变化的响应

昆虫对环境温度、温室气体升高等非生物因子的响应和适应性,以及对施用农药等人为环境因子的应答,一直是昆虫生态学研究的重点。

昆虫是变温动物,在一定的温度范围内将随着环境温度增加,其生长发育速率加快,发生危害时间提前,发生世代增多。据报道,在1976—1998年之间,英国中部的春季温度大约增加了1.5℃,夏季温度大约增加了1℃,导致了26种蝴蝶第1次出现的时间提前,其中红襟粉蝶 *Anthocharis cardamines* 和红蛱蝶 *Vanessa atalanta* 第1次出现的时间分别提前了17.5 d和36.3 d(Roy and Sparks, 2000)。原本一年发生2代的昆虫将可能

发生3代(Yamanaka *et al.*, 2008; Gomi *et al.*, 2009)。此外,暖冬也提高了害虫越冬的存活率,增加来年危害的种群基数,导致害虫的暴发成灾(Ge *et al.*, 2005)。为此,害虫在生理生化和分子水平也发展了相应的适应机制以应对温度的变化(Walters *et al.*, 2009; Marshall and Sinclair, 2010)。另外,温度的变化还影响了生态系统中食物链各物种之间的关系,改变了害虫和天敌的行为,如气候变化将导致寄生蜂对15个不同地理分布鳞翅目幼虫的寄主定位能力下降(Stireman *et al.*, 2005),影响3种蝗虫的物候学和种间关系(Guo *et al.*, 2008)。总之,全球气候变化下害虫的生长发育速率加快、危害时间提前、世代增多,生态系统中食物链关系发生改变,昆虫的行为也受到了影响,导致了害虫发生的频率和强度增加,加重了防治的难度。

温室气体升高特别是CO₂浓度升高是近年来世界各国关注的焦点(Kurs *et al.*, 2008)。研究表明,CO₂浓度升高将改变农业害虫的种间竞争关系(Sun *et al.*, 2008)、通讯联系(Awmack *et al.*, 1997; Sun *et al.*, 2010)及其与寄主植物的互作关系(Stacey and Followes, 2002; Veteli *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2007),进而影响农业害虫的暴发危害。高浓度CO₂环境下,重大农业害虫种间竞争关系的变化将导致农田害虫种群演化,如麦蚜和棉蚜种群发生严重(Chen *et al.*, 2005),棉铃虫个体取食危害增加(Chen *et al.*, 2005, 2007)。而害虫对种内/种间报警信息素的反应敏感度变化也将导致天敌控害能力的下降(Sun *et al.*, 2010)。高CO₂浓度环境下,寄主营养成分的变化将改变害虫种群分化和对寄主的选择行为,如麦蚜有翅型个体增加,扩散危害加重,而棉蚜的寄主选择能力增强(Chen *et al.*, 2005)。由此可见,CO₂浓度升高环境下,农业害虫危害的形势更为严峻。近年来,国际上昆虫对CO₂浓度升高响应研究越来越多,大部分集中于生态系统和种群生态学的层次,机理性的研究进展缓慢。因此,未来研究的发展趋势是注重从分子、生理、种群等多个水平上,利用分子生物学、转录组、蛋白质组等新型技术手段研究农业重大害虫对大气CO₂浓度升高响应的生理、生化适应机制。因此,围绕害虫适应环境变化的行为、表型及其调控机制的研究将会在环境变化诱导害虫暴发成灾的机制方面取得突破。

抗药性作为研究生物适应进化的重要科学问题,长期以来引起了人们的广泛重视。抗药性研究经历了从抗药性检测、生理生化机制、抗药性种群遗传学到现在的分子机制及调控,基因组学的发展为抗药性研究提供了新的思路 and 手段。目前国内外抗药性遗传机制的研究围绕着以下核心科学问题:(1)抗药性基因的变异与表达调控;(2)抗药性的表观遗传学;(3)抗药性基因间的分子互作。目前以果蝇、蚊虫等昆虫为模型的研究取得了重要的进展,明确了靶标抗性相关的靶标基因的一些遗传变异。由复杂多基因酶系(如细胞色素 P450、酯酶等)介导的代谢抗性分子基础的研究也取得了突破进展(French-Constant *et al.*, 2004; Zhu *et al.*, 2010),为害虫防治提供了许多有益的启示。鉴于杀虫剂化学结构的多样性、作用模式的差异以及害虫发生环境的不同,害虫抗性适应呈现多重机制。虽然以模式昆虫的研究取得的发现提供了很好的借鉴作用,但对于不同的害虫对象,还需要有针对性的系统研究。在我国,棉铃虫、棉蚜、稻飞虱、小菜蛾等农业害虫都表现出对各类杀虫剂的抗药性,其抗药性机制的研究有不同程度的开展,研究工作主要以实验室用单一药剂汰选的种群为材料,关注或揭示的往往是抗性相关的单一基因的变化,对其抗性机制的认识还非常有限。针对田间种群,充分利用组学和 RNAi 技术,揭示抗药性相关的遗传变异与行为适应及其相互作用,为抗药性检测和抗药性基因组合治理害虫行为的技术发展提供科学依据。

4 害虫与寄主植物的化学通讯

害虫和寄主植物的化学生态学涉及 3 个层面的科学问题:1)植物化学信息分子的基因调控机制,2)寄主植物和害虫之间的化学通讯及对害虫行为调控,3)昆虫嗅觉识别的分子机制。

近年来,昆虫学家对寄主植物萜烯类信息化合物的基因调控开展了大量研究,发现萜烯合成酶(terpene synthases, TPS)是萜类生物合成中的关键酶。已有的证据表明,(*E*)- β -法尼烯是驱避蚜虫的报警素,自然界中的很多植物能够释放这类化合物,只是释放量很低。Schnee 等(2006)成功分离到一个萜烯合酶基因 *tps10*,它可以控制植物释放 9 种挥发物,包括(*E*)- β -法尼烯、(*E*)- α -香柑油烯等,把该基因转入到大肠杆菌和拟

南芥中后均能正常表达,且经转化的拟南芥植株对蚜虫具有强烈的驱避作用。Picaud 等(2005)从黄花蒿 *Artemisia annua* 中分离到一个(*E*)- β -法尼烯合成酶,开放阅读框 1 746 bp,编码 574 个氨基酸,大肠杆菌原核表达此酶的产物可催化法尼基焦磷酸(farnesyl diphosphate, FPP)形成单一产物 β -法尼烯。Ro 和 Bohlmann(2006)从火炬松(*Pinus taeda*)中成功克隆获得 Abietadiene/Levopimaradiene synthase (*PtTPS-LAS*) 基因,发现它能调控 Geranylgeranyl diphosphate (GGPP) 形成海松二烯、松香二烯等。这些分子机理上取得的重要成果,为通过植物基因调控化学信息分子治理害虫提供了新思路,增强了大家开辟新防御途径的信心。

气味信息分子在植物-害虫二者相互关系中作用及对昆虫行为调控的化学通讯机制越来越受到研究人员的普遍关注。植物挥发性气味是植食性害虫区分寄主与非寄主,以及对寄主植物进行选择与定位的重要信号。单食性害虫一般利用单个或少数几个特异性化合物作为识别信息,而多食性害虫常能识别多种类型的化合物,因此全面解析多食性害虫的寄主识别通讯机制成为了昆虫与植物互作机制研究领域的一大难点。通讯机制研究中筛选、鉴定出的特异性化合物组分可以用于发展害虫引诱剂以及“推-拉”策略等行为调控措施,这已成为害虫可持续防控新技术与新策略研究的一个重要增长点(Cook *et al.*, 2007)。国外在苹实绕蝇 *Rhagoletis pomonella* 等害虫的引诱剂研制与应用上取得了较大进展,而我国目前尚缺少成熟的害虫引诱剂产品以及相关的行为调控措施,特别是在多食性的重大农业害虫上凸现不足。

昆虫通过嗅觉系统鉴定和识别环境中的特异性化学气味分子,并启动如寻找食物和配偶、搜寻产卵及生殖场所等行为。研究表明,位于昆虫触角感器中的多种蛋白参与了这一过程,这些蛋白包括气味结合蛋白(odorant binding proteins, OBP)、化学感受蛋白(chemosensory specific proteins, CSPs)又称之为 OS-D-like 蛋白(olfactory specific-D-like proteins)或者感觉附属蛋白(sensory appendage proteins, SAPs)、气味受体(olfactory receptors, ORs)、感觉神经膜蛋白(sensory neuron membrane proteins, SNMPs)和气味降解酶(odorant degrading enzymes, ODEs)等。气味受体的发现是

嗅觉研究上的一个重大突破,并由此开创了嗅觉神经分子生物学研究新时代。通过对果蝇和蚊子嗅觉受体的系统研究表明,OR 与识别的气味分子之间并不是一一对应的关系,虽然每个 OR 都有一个特异的气味反应谱(Wang *et al.*, 2010),但是一种气味分子可能激活多个受体,而一个受体也可以编码多种气味分子(Hallem and Carlson, 2006; Carey *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010)。近几年对于嗅觉受体功能的研究也由果蝇、蚊子及家蚕等模式和经济昆虫开始逐步扩展到多种农业害虫方面。相对国外在 ORs 方面的突破性进展而言,国内在该领域的研究相对滞后,目前有少数实验室鉴定了为数不多的气味受体基因,对气味受体功能的研究才刚刚开始,这方面工作急需加强(Zhang *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2011)。气味结合蛋白 OBPs 的功能一直以来也是研究的热点问题,通过荧光标记结合实验已经明确多种昆虫 OBPs 能与气味分子紧密结合(Qiao and Tuccori, 2009; Zhou *et al.*, 2009),而且至少有 9 种昆虫的 OBPs 的三维结构得到了解析。迄今为止,真正能证明 OBPs 功能的直接证据很少,LUSH(OBP76a)是第一个证明确切功能的昆虫 OBPs,最新研究表明它对果蝇识别性信息素 cVA 是必须的,而且 LUSH 不只是简单的运送配体分子穿过淋巴液,它与气味分子结合后空间构象发生改变,直接参与激活受体分子(Xu *et al.*, 2005; Laughlin *et al.*, 2008)。最近几年,国内对昆虫 OBPs 的大规模鉴定的方法和 OBP 结合功能的研究进展非常迅速(Xu *et al.*, 2009),特别是荧光标记结合实验已经用于如东亚飞蝗(Ban and Scaloni, 2003)、水稻二化螟(Gong *et al.*, 2009)、苜蓿盲蝽(Gu *et al.*, 2010)等多种昆虫 OBP 和气味分子的结合实验中。另外,国际上研究 OBPs 和 ORs 的实验室相对独立,相互之间没有有效地进行合作,对于 OBPs 与 ORs 如何互作识别气味分子仍然不是很清楚,我们需要将 OBPs 或 ORs 放到一起进行信号传递通路研究。毋庸置疑,OBPs 和 ORs 的互作对于气味分子的识别非常重要。通过大规模鉴定嗅觉靶标基因、深入研究这些基因的功能,使靶向预测并调控害虫嗅觉行为成为可能。

5 多营养级信息网及其对昆虫行为调控

种间关系涉及的信息化化合物的产生、传递和响应机制复杂,可以从 2 个营养级到多个营养级的相互作用,因而长期以来也是人们关注的焦点(Dicke *et al.*, 2009; Wei and Kang, 2011)。例如,植物-昆虫相互作用研究中植食性害虫危害诱导的化合物(HIPVs)对害虫和天敌生理、行为的影响(Wei *et al.*, 2007; Dicke *et al.*, 2009; Wei and Kang, 2011),以及在害虫防治中的应用取得了长足进展(Cook *et al.*, 2007; Kang *et al.*, 2009)。近十几年随着分子生物学、基因组学、分析化学和神经生物学等学科的迅速发展和融合,多级营养相互作用的化学通讯机制正在成为多学科领域交叉和整合的一门热点学科,使人们可以从基因组到生态系统的每个水平研究信息化化合物的来源、结构和功能(Takken and Dicke, 2006)。

植物受虫害后释放的挥发物在害虫与天敌互作,特别是在天敌寻找和选择寄主昆虫中发挥着重要作用。例如,尽管植物受斑潜蝇危害后释放的主要挥发物近百种,行为实验和电生理实验证明其中绿叶化合物(GLVs)、几种萜烯类化合物(terpenoids)和肟类化合物(oximes)是引起寄生蜂触角电生理和行为反应的主要挥发物(Wei and Kang, 2006; Wei *et al.*, 2007)。通过对植物-斑潜蝇-寄生蜂三级营养互作研究得出结论:寄生蜂利用植物受伤后释放出的普遍化合物来寻找寄主是三级营养互作和它们协同进化过程中形成的最为保守的适应机制(Wei *et al.*, 2007)。茉莉酸(JA)作为一种可以长距离运输的信号分子,在植物-害虫-天敌三营养级之间相互作用的直接防御(产生有毒次生代谢物抑制植食性昆虫的策略)和间接防御(释放信息化合物招引天敌间接防御害虫的策略)中起到了核心调控作用(Pauwels *et al.*, 2009)。例如,茉莉酸(JA)信号途径已被证实正调控水稻对咀嚼式口器害虫的抗性,但负调控对刺吸式口器害虫的抗性(Zhou *et al.*, 2009)。近些年,由于在植物转基因技术方面取得的进展,使人们可以构建植物防御途径中关键基因(茉莉酸路径的 *LOX*、*AOS*、*HPL* 等基因)突变体,并将其应用于 3 个营养级间相互作用机制的研究中,使人们能更清晰的了解特定防御基因的

生态学功能 (Halitschke *et al.*, 2008; Kessler *et al.*, 2008; Wei *et al.*, 2011)。如人们已经在拟南芥、烟草和玉米等植物中成功地将植物挥发物 DMNT, (*E*)- α -bergamotene 和 β -caryophyllene 的转录酶基因过表达,并得到了挥发物释放量明显增加的转基因植物,它们也对天敌有更强的吸引作用 (Kappers *et al.*, 2005; Schnee *et al.*, 2006; Degenhardt *et al.*, 2009)。最近对不同取食类型害虫同时危害植物诱导间接防御机制的研究显示,烟粉虱和二点叶螨同时危害,能够明显上调水杨酸途径上相关基因的表达,同时抑制了茉莉酸途径相关基因的表达进而影响植物对捕食性天敌的吸引力 (Zhang *et al.*, 2009)。

近来,害虫-寄主-共生物-天敌多营养级的研究成为昆虫-寄主植物互作研究的热点内容。研究害虫-共生物-天敌和害虫-寄主-共生物的相互关系是系统地研究农业害虫综合防治策略与技术的重要组成部分,能够丰富昆虫学和植物病理学的内容,发挥多学科交叉这一特点,有可能形成生态学上的新理论 (Tsuchida *et al.*, 2010)。已有的国、内外研究主要通过野外调查和生物测定的方法来论证害虫-寄主-共生物-天敌的化学通讯联系和适应性进化 (Scott *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2010, 2011; Tsuchida *et al.*, 2010)。我国在 B 型烟粉虱-寄主-双生病毒互作研究也取得了进展,研究揭示了寄主植物中双生病毒的感染有利于 B 型烟粉虱种群的繁衍,而这种间接互利关系,可能是近年来 B 型烟粉虱在许多地方大发生、竞争取代非 B 型烟粉虱并大量传播双生病毒导致病毒大发生的重要机制之一 (Jiu *et al.*, 2007)。目前,对于害虫-寄主-共生物-天敌的研究主要集中在其互作的化学和分子机制的研究上。更为重要的是,调控害虫-寄主-共生物-天敌互作的化学物质、合成途径、生理途径和相关基因仍需进一步的研究。

6 害虫行为控制策略的转变

人类与害虫作斗争的历史伴随着人类农业生产的发展史。我国早在二三千多年前就“嘉草除蛊,莽草熏蠹,焚石除小虫”和“螟蛉有子,蜾蠃负之”的记载,而应用黄猷蚁防治柑橘害虫被公认为是世界上最早利用天敌防治害虫的记录。可见当时我们的祖先已经初步掌握了化学防治和生物防治

的技术。但受限于人对自然的认识和科学技术的落后,害虫防治思想主要着眼于害虫发生后的“治”,而不是事先的“防”。因此,当时重大害虫如飞蝗暴发成灾对人类社会造成的灾难不亚于战争和瘟疫。上世纪 40 年代化学农药 DDT 的合成和应用促使人们形成了以“杀灭”为主的害虫防治思想和技术体系。后来的相当一段时间,人们追逐高效、广谱杀虫剂的效果,甚至一些人认为害虫防治的问题基本解决了。直至上世纪 60 年代后化学农药副作用越来越突出,生物防治和综合治理的策略开始受到了重视。近十几年,随着遗传工程和转基因等技术蓬勃发展,害虫防治技术又有了新的进展。但是,农业生产实践中,以“杀灭防治”为主的害虫防治技术体系仍然占有主要的地位。21 世纪人类社会更强调经济可持续发展以及人与自然和谐共存的主题。因此,建立新的害虫防治思路和技术路线,是人类面临的巨大挑战和必由之路。

近些年,基因组学、分子生物学、生物信息学、化学生物学等新兴学科的迅速发展为深入了解害

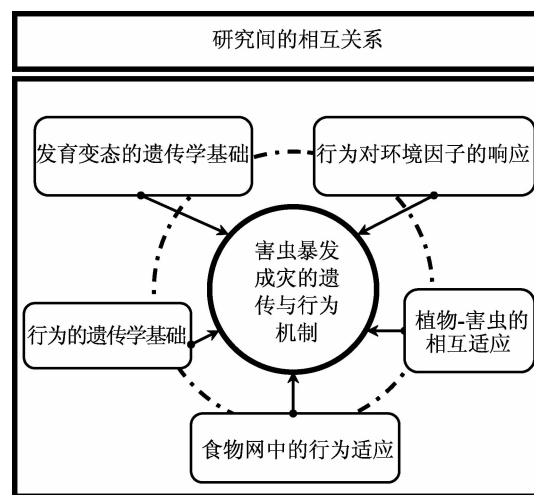


图 1 害虫遗传与行为调控研究的思路和研究间的关系

Fig.1 The schematic relevances among five topics related to uncover the outbreak mechanisms underlying insect genetics and behaviors

图中的虚线圈代表 5 个研究内容相互关联性, 箭头代表与总体目标的关系。

The relevances among studies are linked with a circle of broken line. Arrows point the ultimate objective of this research.

虫暴发的遗传与行为机理,建立以“行为调控”为主的害虫治理新思想和新技术体系提供了可能和机遇。作者综合分析国内外害虫治理的历史和发展趋势,结合多年从事害虫治理的基础研究和实践经验,提出害虫治理要从“杀灭防治”转变为“行为调控”的新思路和新理念,以及总的研究路线(图1)。我们认为随着重大农业害虫基因组、蛋白质组、代谢组信息的解析,可以发展高效和安全的以行为调控为主的重大农业害虫可持续控制的新途径和新方法,为实现自然与人和谐共存,保障农业生产和食品安全可持续和健康发展作出贡献。

7 发展趋势

综上所述,尽管国内外在昆虫的遗传与行为机制方面已经取得了显著的进展,但在农业害虫发育变态的遗传基础、种群暴发的行为遗传机制以及害虫对关键生态因子和食物网内信号物质的适应机理这3个方面的研究还比较薄弱。随着测序技术和相关生物信息学的发展,越来越多的农业害虫的基因组将被测序,将为害虫行为遗传学的深入研究来带机遇。

未来的研究,将基于害虫治理要从杀灭防治转变为行为调控的新思路和新理念,从害虫行为的基因调控和生态调控2个方面入手,围绕害虫暴发的遗传与行为机理,从害虫的遗传、行为遗传、行为适应这3个相互关联的层面开展系统研究(图1)。主要为:将利用前期研究得到的基因和基因组信息和数据,通过基因克隆、敲除、转基因以及基因干扰等现代分子生物学技术,系统深入研究昆虫发育与变态重要的相关基因和功能,以及害虫聚群和迁飞行为的分子机制,寻找害虫行为基因调控的新途径和新方法;结合分子生物学和化学生态学等新技术和手段,深入研究害虫对温度、温室气体和杀虫药剂等生态因子的响应和生态适应性;揭示化学信息分子在寄主植物和害虫间的化学通讯及行为调控机制,明确虫害胁迫植物主要化学信息分子相关基因及调控网络,解析害虫嗅觉相关蛋白的行为学功能,探明害虫昆虫嗅觉识别的分子机制,设计、创制害虫嗅觉行为调控剂,为昆虫行为的生态调控提供科学依据和新方法。

致谢:感谢主编戈峰研究员对本综述提出诸多修改意见。

参考文献 (References)

- Awmack CS, Harrington R, Leather SR, 1997. Host plant effects on the performance of the aphid *Aulacorthum solani* (Kalt.) (Homoptera:Aphididae) at ambient and elevated CO₂. *Global Change Biol.*, 3(6):545—549.
- Baker BS, Taylor BJ, Hall JC, 2001. Are complex behaviors specified by dedicated regulatory genes? Reasoning from *Drosophila*. *Cell*, 105(1):13—24.
- Ban L, Scaloni A, 2003. Biochemical characterization and bacterial expression of an odorant-binding protein from *Locusta migratoria*. *Cell Mol. Life Sci.*, 60(2):390—400.
- Ben-Shahar Y, Robichon A, Sokolowski MB, Robinson GE, 2002. Influence of gene action across different time scales on behavior. *Science*, 296(5568):741—744.
- Bray S, Amrein H, 2003. A putative *Drosophila* pheromone receptor expressed in male-specific taste neurons is required for efficient courtship. *Neuron*, 39(6):1019—1029.
- Carey A, Wang G, Su C, Zwiebel LJ, Carlson JR, 2010. Odourant reception in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Nature*, 464(7285):66—71.
- Chen FJ, Ge F, Parajulee MN, 2005. Impact of elevated CO₂ on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*. *Environ. Entomol.*, 34(1):37—46.
- Chen FJ, Wu G, Parajulee MN, Ge F, 2007. Long-term impacts of elevated carbon dioxide and transgenic Bt cotton on performance and feeding of three generations of cotton bollworm. *Entomol. Exp. Appl.*, 124(1):27—35.
- Cook SM, Khan ZR, Pickett JA, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52(1):375—400.
- Degenhardt J, Hiltbold I, Kollner TG, Frey M, Gierl A, Gershenzon J, Hibbard BE, Ellersieck MR, Turlings TCJ, 2009. Restoring a maize root signal that attracts insect-killing nematodes to control a major pest. *PNAS*, 106(32):13213—13218.
- Denlinger DL, Yocum GD, Rinehart JP, 2005. Hormonal control of diapause // Gilbert LI, Gill IK, Amsterdam SS (eds.). *Comprehensive Molecular Insect Science*, Vol. 3. Elsevier Press. 615—650.
- Dicke M, van Loon JJA, Soler R, 2009. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. *Nat. Chem. Biol.*, 5(5):317—324.

- Ffrench-Constant RH, Daborn PJ, Le Goff G, 2004. The genetics and genomics of insecticide resistance. *Trends in Genetics*, 20(3):163—170.
- Gade G, Hoffmann KH, Spring JH, 1997. Hormonal regulation in insects: Facts, gaps, and future directions. *Physiol. Rev.*, 77(4):963—1032.
- Ge F, Chen FJ, Parajulee MN, Yardim EN, 2005. Quantification of diapausing fourth generation and suicidal fifth generation cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*, in cotton and corn in northern China. *Entomol. Exp. Appl.*, 116(1):1—7.
- Geegar RJ, Casselman A, Waddell S, Reppert SM, 2008. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature*, 454 (7207):1014—1019.
- Gomez-Orte E, Belles X, 2009. MicroRNA-dependent metamorphosis in hemimetabolinsects. *PNAS*, 106(51):21678—21682.
- Gomi T, Adachi K, Shimizu A, Tanimoto K, Kawabata E, Takeda M, 2009. Northerly shift in voltinism watershed in *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) along the Japan Sea coast: Evidence of global warming? *Appl. Entomol. Zool.*, 44(3):357—362.
- Gong DP, Zhang HJ, Zhao P, Xia QY, Xiang ZH, 2009. The odorant binding protein gene family from the genome of silkworm, *Bombyx mori*. *BMC Genomics*, 10:332.
- Graveley BR, Brooks AN, Carlson JW, Duff MO, Landolin JM, 2010. The developmental transcriptome of *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 471(7339):473—479.
- Gu SH, Sun Y, Ren LY, Zhang XY, Zhang YJ, Wu KM, Guo YY, 2010. Cloning, expression and binding specificity analysis of odorant binding protein 3 of the Lucerne plant bug, *Adelphocoris lineolatus* (Goeze). *Chin. Sci. Bull.*, 55(34):3911—3921.
- Guo K, Hao SG, Sun JX, Kang L, 2008. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species. *Global Change Biol.*, 15(10):2539—2548.
- Guo W, Wang XH, Ma ZY, Xue L, Han JY, Yu D, Kang L, 2011. CSP and takeout genes modulate the switch between attraction and repulsion during behavioral phase change in the migratory locust. *PLoS Genetics*, 7(2):1—13.
- Hallem EA, Carlson JR, 2006. Coding of odors by a receptor repertoire. *Cell*, 125(1):143—160.
- Halitschke R, Stenberg JA, Kessler D, Kessler A, Baldwin IT, 2008. Shared signals-‘alarm calls’ from plants increase apparency to herbivores and their enemies in nature. *Ecol. Lett.*, 11(1):24—34.
- Jiu M, Zhou XP, Tong L, Xu J, Yang X, Wan FH, Liu SS, 2007. Vector-virus mutualism accelerate population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2(1):e182.
- Kang L, Chen B, Wei JN, Liu TX, 2009. Roles of thermal adaptation and chemical ecology in *Liriomyza* distribution and control. *Ann. Rev. Entomol.*, 54(1):127—145.
- Kappers IF, Aharoni A, van Herpen TWJM, Lückeroth LLP, Dicke M, Bouwmeester HJ, 2005. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science*, 309 (5743):2070—2072.
- Kessler D, Gase K, Baldwin IT, 2008. Field experiments with transformed plants reveal the sense of floral scents. *Science*, 321 (5893):1200—1202.
- King-Jones K, Thummel CS, 2005. Less steroids make bigger flies. *Science*, 310 (5748):630—631.
- Kucharski R, Maleszka J, Foret S, Maleszka R, 2008. Nutritional control of reproductive status in honey bees via DNA methylation. *Science*, 319 (5871):1827—1830.
- Kurs WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranyik L, 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452 (7190):987—990.
- Laughlin JD, Ha TS, Jones DN, Smith DP, 2008. Activation of pheromone-sensitive neurons is mediated by conformational activation of pheromone-binding protein. *Cell*, 133(7):1255—1265.
- Lu M, Wingfield MJ, Gillette NE, Mori SR, Sun JH, 2010. Complex interactions among host pines and fungi vectored by an invasive bark beetle. *New Phytol.*, 187(3):859—866.
- Lu M, Wingfield MJ, Gillette NE, Sun JH, 2011. Do novel genotypes drive the success of an invasive bark beetle/fungus complex? Implications for potential reinvasion. *Ecology*, 92(11):2013—2019.
- Lucas CB, Sokolowska MB, 2009. Molecular basis for changes in behavioral state in ant social behaviors. *PNAS*, 106(15):6351—6356.
- Ma ZY, Guo W, Guo XJ, Wang XH, Kang L, 2011. Modulation of behavioral phase changes of the migratory locust by the catecholamine metabolic pathway. *PNAS*, 108(10):3882—3887.
- Marshall KE, Sinclair BJ, 2010. Repeated stress exposure results in a survival-reproduction trade-off in *Drosophila melanogaster*. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 227 (1683):963—969.
- Merlin C, Geegar RJ, Reppert SM, 2009. Antennal circadian

- clocks coordinate sun compass orientation in migratory monarch butterflies. *Science*, 325 (5948):1700—1704.
- Osborne KA, Robichon A, Burgess E, Butland S, Shaw RA, Coulthard A, Pereira HS, Greenspan RJ, Sokolowski MB, 1997. Natural behavior polymorphism due to a cGMP-dependent protein kinase of *Drosophila*. *Science*, 277 (5327):834—836.
- Pauwels L, Inz D, Goossens A, 2009. Jasmonate-inducible gene: what does it mean? *Trends Plant Sci.*, 14(2):87—91.
- Picaud S, Brodelius M, Brodelius PE, 2005. Expression, purification and characterization of recombinant (E)-beta-farnesene synthase from *Artemisia annua*. *Phytochemistry*, 66(9):961—967.
- Qiao H, Tuccori E, 2009. Discrimination of alarm pheromone (E)-beta-farnesene by aphid odorant-binding proteins. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 39(5/6):414—419.
- Riddiford LM, 2008. Juvenile hormone action: A 2007 perspective. *J. Insect Physiol.*, 54(6):895—901.
- Ro DK, Bohlmann J, 2006. Diterpene resin acid biosynthesis in loblolly pine (*Pinus taeda*): Functional characterization of abietadiene/levopimaradiene synthase (PtTPS-LAS) cDNA and subcellular targeting of PtTPS-LAS and abietadienol/abietadienal oxidase (PtAO, CYP720B1). *Phytochemistry*, 67(15):1572—1578.
- Roy DB, Sparks TH, 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biol.*, 6(4):407—416.
- Robinson GE, Hackett KJ, Purcell-Miramontes M, Brown SJ, Evans JD, Goldsmith MR, Lawson D, Okamuro J, Robertson HM, Schneider DJ, 2011. Creating a buzz about insect genomes. *Science*, 331 (6023):1386.
- Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, Mori H, Endo Y, Tanoue S, Yasukochi Y, Touhara K, Nishioka T, 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkworm *Bombyx mori*. *PNAS*, 101(47):16653—16658.
- Schnee C, Köllner TG, Held M, Turlings TC, Gershenzon J, Degenhardt J, 2006. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *PNAS*, 103 (4):1129—1134.
- Scott JJ, Oh DC, Yuceer MC, Klepzig KD, Clardy J, Currie CR, 2008. Bacterial protection of beetle-fungus mutualism. *Science*, 322 (5898):63.
- Stireman JO, III, Dyer LA, Janzen DH, Singer MS, Lill JT, Marquis RJ, Ricklefs RE, Gentry GL, Hallwachs W, Coley PD, Barone JA, Greeney FG, Connahs H, Morais HC, Diniz IR, 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillar: implications of global warming. *PNAS*, 102 (48):17384—17387.
- Stoleru D, Nawathean P, Fernández MP, Menet JS, Ceriani MF, Rosbash M, 2007. The *Drosophila* circadian network is a seasonal timer. *Cell*, 129(1):207—219.
- Sun YC, Chen FJ, Ge F, 2008. Elevated CO₂ changes interspecific competition among three species of wheat aphids: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, and *Schizaphis graminum*. *Environ. Entomol.*, 38(1):26—34.
- Sun YC, Su JW, Ge F, 2010. Elevated CO₂ reduces the response of *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) to alarm pheromone. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 135 (1/2):140—147.
- Stacey DA, Fellowes ME, 2002. Influence of elevated CO₂ on interspecific interactions at higher trophic levels. *Global Change Biol.*, 8(7):668—678.
- Takken W, Dicke M, 2006. Chemical ecology: A multidisciplinary approach//Dicke M, Takken W (eds.). *Chemical Ecology: From Gene to Ecosystem*. Dordrecht, The Netherlands:Springer Press. 1—8.
- Talamillo A, Sánchez J, Cantera R, Pérez C, Martín D, Caminero E, Barrio R, 2008. Smt3 is required for *Drosophila melanogaster* metamorphosis. *Development*, 135 (9):1659—1668.
- Tomas C, Miguela A, Alberto F, 2009. Climate change effects on physiology and population processes of hosts and vectors that influence the spread of hemipteran-borne plant viruses. *Global Change Biol.*, 15(8):1884—1894.
- Tsuchida T, Koga R, Horikawa M, Tsunoda T, Maoka T, Matsumoto S, Simon JC, Fukatsu T, 2010. Symbiotic bacterium modifies aphid body color. *Science*, 330 (6007):1102—1104.
- Veteli TO, Kuokkanen K, Julkunen-Tiitto R, Roininen H, Tahvanainen J, 2002. Effects of elevated CO₂ and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Global Change Biol.*, 8(12):1240—1252.
- Walters KR, Jr, Serianni AS, Sformo T, Barnes BM, Duman JG, 2009. A nonprotein thermal hysteresis-producing xylomannan antifreeze in the freeze-tolerant Alaskan beetle *Upis ceramoides*. *PNAS*, 106(48):20210—20215.
- Wang GR, Allison C, John RC, Laurence JZ, 2010. The molecular basis of odor coding in malaria vector mosquito *Anopheles gambiae*. *PNAS*, 107(9):4418—4423.
- Wang L, Dankert H, Perona P, Anderson DJ, 2008. A common genetic target for environmental and heritable

- influences on aggressiveness in *Drosophila*. *PNAS*, 105 (15):5657—5663.
- Wang Y, Mutti NS, Ihle KE, Siegel A, Dolezal AG, Kaftanoglu O, Amdam GV, 2010. Down-regulation of honey bee IRS gene biases behavior toward food rich in protein. *PloS Genetics*, 6(4):e1000896.
- Wei JN, Kang L, 2011. Roles of (Z)-3-hexenol in plant-insect interactions. *Plant Signaling & Behavior*, 6(3):369—371.
- Wei JN, Wang LH, Zhao JH, Li CY, Ge F, Kang L, 2011. Ecological trade-offs between jasmonic acid-dependent direct and indirect plant defences in tritrophic interactions. *New Phytol.*, 189(2):557—567.
- Wei JN, Wang LZ, Zhu JW, Zhang SF, Nandi OI, Kang L, 2007. Plants attract parasitic wasps to defend themselves against insect pests by releasing hexenol. *PLoS ONE*, 2(1):e852.
- Wei JN, Kang L, 2006. Electrophysiological and behavioral responses of a parasitic wasp to host plant volatiles induced by two *Liriomyza* species. *Chem. Senses*, 31(5):467—477.
- Wheeler DA, Kyriacou CP, Greenacre ML, Yu Q, Rutila JE, Rosbash M, Hall JC, 1991. Molecular transfer of a species-specific behavior from *Drosophila simulans* to *Drosophila melanogaster*. *Science*, 251(4997):1082—1085.
- Wu Q, Wen T, Lee G, Park JH, Cai HN, Shen P, 2003. Developmental control of foraging and social behavior by the *Drosophila* neuropeptide Y-like system. *Neuron*, 39(1):147—161.
- Xu YL, He P, Zhang L, Fang SQ, Dong SL, Zhang YJ, Li F, 2009. Large-scale identification of odorant-binding proteins and chemosensory proteins from expressed sequence tags in insects. *BMC Genomics*, 10(1):632.
- Xu P, Atkinson R, Jones DN, Smith DP, 2005. *Drosophila* OBP LUSH is required for activity of pheromone-sensitive neurons. *Neuron*, 45(2):193—200.
- Yamanaka T, Tatsuki S, Shimada M, 2008. Adaptation to the new land or effect of global warming? An age-structured model for rapid voltinism change in an alien Lepidopteran pest. *J. Animal Ecol.*, 77(3):585—596.
- Zhang PJ, Zheng SJ, van Loon JJ, Boland W, David A, Mumm R, Dicke M, 2009. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. *PNAS*, 106(50):21202—21207.
- Zhao YY, Liu F, Yang G, You MS, 2011. PsOr1, a potential target for RNA interference-based pest management. *Insect Mol. Biol.*, 20(1):97—104.
- Zhou JJ, Robertson G, He X, Dufour S, Hooper AM, Pickett JA, Keep NH, Field LM, 2009. Characterisation of *Bombyx mori* Odorant-binding proteins reveals that a general odorant-binding protein discriminates between sex pheromone components. *J. Mol. Biol.*, 389(3):529—545.
- Zhou X, Oi FM, Scharf ME, 2006. Social exploitation of hexamerin:RNAi reveals a major caste-regulatory factor in termites. *PNAS*, 103(12):4499—4504.
- Zhu F, Parthasarathy R, Bai H, Woihe K, Kaussmann M, Nauen R, Harrison DA, Palli SR, 2010. A brain-specific cytochrome P450 responsible for the majority of deltamethrin resistance in the QTC279 strain of *Tribolium castaneum*. *PNAS*, 107(19):8557—8562.
- Zhu-Salzman K, Bi JL, Liu TX, 2005. Molecular strategies of plant defense and insect counter-defense. *Insect Sci.*, 12(1):3—15.
- Zitnan D, Adams ME, 2005. Neuroendocrine regulation of insect ecdysis // Gilbert LI, Gill IK, Amsterdam SS (eds.). *Comprehensive Molecular Insect Science*. Vol. 3. Elsevier Press. 1—60.