前沿与综述

蝗虫群聚信息素研究的过去、现在和未来*

郭晓娇** 康 乐***

（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）

摘 要 蝗虫大规模聚集造成的灾害对农牧业、经济和环境构成重大威胁。蝗灾发生的生物学基础是蝗虫可以由散居型向群居型转变，进而大规模聚集暴发成灾。群聚信息素被认为在蝗虫群聚过程中起到重要作用，其研究历经 50 余年，近年来取得了一系列重要的成果。本文描述了群聚信息素的基本定义与特征并以此类推蝗虫群聚信息素应具备的基本特点；系统综述了蝗虫群聚信息素的研究历程，包括化合物的鉴定、电生理检测与行为验证等；同时分析了过去群聚信息素研究存在的局限与现今鉴定并验证群聚信息素应具备的条件；最后对蝗虫群聚信息素未来的研究方向与应用做出展望。

关键词 昆虫；嗅觉；行为；化学生态；防控

Progress in research on the locust aggregation pheromone

GUO Xiao-Jiao** KANG Le***

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Locust plagues continue to pose a major threat to global agriculture, the economy and the environment. These plagues arise when locusts change from the solitary to the gregarious phase. An aggregation pheromone is considered to play a critical role in this transition and has been the subject of research for over 50 years. This paper briefly describes the characteristics of the locust aggregation pheromone and reviews recent progress in research, including recent breakthroughs in compound identification, electrophysiological recording and behavioral assays. The shortcomings and limitations of past research, and requirements for the identification and verification of the aggregation pheromone in current research, are also discussed. Finally, prospects for future research and the application of the locust aggregation pheromone to locust prevention are outlined.

Key words insect; olfaction; behavior; chemical ecology; prevention

动物群聚在自然界中普遍存在，对动物的生存和繁衍具有重要意义（Parrish and Edelstein-Keshet, 1999）。动物群聚最重要的特点是个体与个体间的相互作用，在这个过程中多种感觉信息参与了个体之间的信息交流，包括化学信息、视觉、触觉以及听觉等 （Bradbury *et al*., 1998）。化学信号以其特异性强、传播距离长、维持时间久、敏感性高及不受光照影响等特点，在同种个体交流中起到重要作用。在昆虫中，化学信息的传递在其各项生命活动中尤为重要（Carde and Bell, 1995; Carde and Minks, 1997; Dicke and Grostal, 2001）。化学信息传递中的信号物质被称为信息化学物质（Semiochemicals），而能够诱发种群形成的种内信号则被称为群聚信息素（Aggregation pheromones）。除去社会性昆虫（蜂类、蚂蚁，白蚁等）成员之间存在相互依存关系，具备群聚信息素的非社会性昆虫包括但不限于蜚蠊目、鞘翅目、弹尾目、革翅目、双翅目、半

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（32070484）

**第一作者 First author，E-mail：guoxj@ioz.ac.cn

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：lkang@ioz.ac.cn

收稿日期 Received：2022-12-02；接受日期 Accepted：2023-03-02

翅目、膜翅目、鳞翅目、直翅目、缨翅目以及缨尾目等（Wertheim *et al*., 2005）。

具有最典型群聚行为以及群聚信息素研究最为深入的昆虫之一就是蝗虫。蝗虫大规模聚集造成的灾害对农牧业、环境和经济构成重大威胁。为了从根本上防控蝗灾，我们需要从科学上认识蝗灾发生的机制。蝗虫的型（Phase）的概念是 Uvraov 在 1921 年对 *Locusta* 属的修正时提出的，他发现 *Locusta migratoria* 与 *Locusta danica* 分别是同一个种在群聚和散居生活中呈现出的两种状态，无论是野外观察还是人工繁殖实验，这两种状态以及中间状态总是可以同时出现并且相互改变（Uvarov, 1921）。40 年后，Uvraov 进一步完善了蝗虫多型性理论，明确定义了蝗虫的群居型（Gregarious phase）与散居型（Solitarious phase），并指明蝗虫型变过程是一个连续的、可逆的及种群密度依赖的变化过程（Uvarov, 1966）。基于两型转变理论，之后大量的研究揭示出蝗虫从散居型向群居型转变是蝗灾暴发的重要生物学基础。目前大概有 6 个蝗亚科的 17 种蝗虫被发现具有多型现象（Song, 2005）。其中飞蝗与沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 是蝗虫两型研究的模式种，绝大多数的研究结果和理论都是基于飞蝗和沙漠蝗提出的。有关蝗虫两型转变的行为变化，生理调节，分子机制等已被多篇综述讨论（Pener and Simpson, 2009; Wang and Kang, 2014）。但对蝗群如何形成依然有许多假说，例如取食地的斑块化、繁殖地、性成熟、降水及群聚信息素等假说，但究竟是哪一个因素起主要作用以及其中的机理在科学上并未被完全揭示。20 世纪 60 年代开始，研究者们逐步认识到蝗虫释放到空气中的因素对蝗虫的群聚特征有着重要作用（Nolte, 1963; Gillett, 1968），而由此拉开了蝗虫群聚信息素研究的序幕（图 1，表 1）。

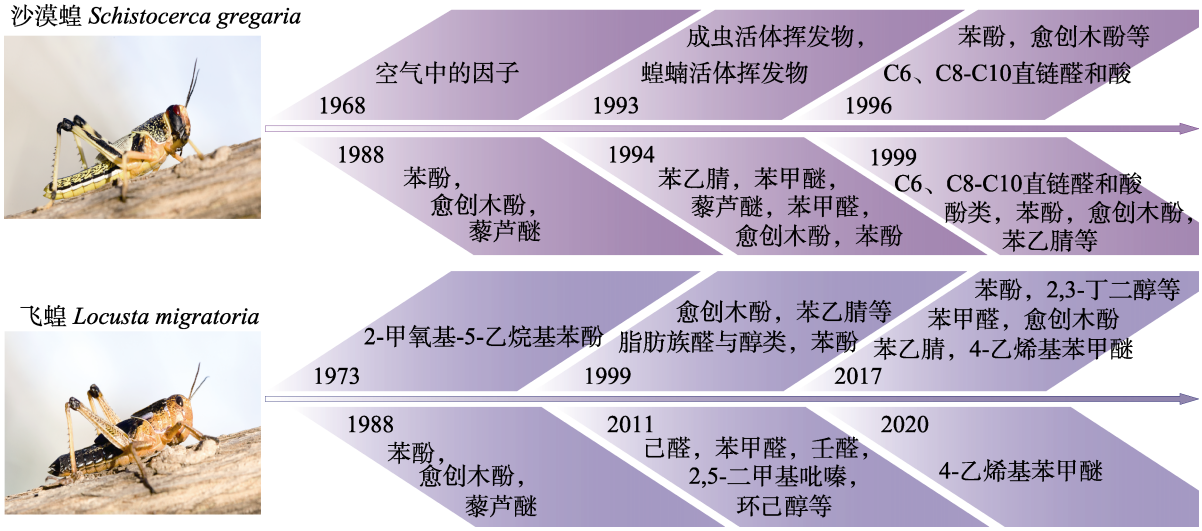

图 1　沙漠蝗与飞蝗群聚信息素研究进展示意图

Fig. 1　Diagram of researches on aggregation pheromone in *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria*

表 1　蝗虫群聚信息素鉴定与功能验证研究

Table 1　Researches on locust aggregation pheromone

蝗虫物种 Locust species	鉴定或验证的化合物 Identified or verified compounds	化合物来源 Sources	检验方式 Identification and verification	文献 References
沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*	空气中的因子（未鉴定具体的化合物）	蝗蝻 Nymphs 成虫 Adults	行为检测	Gillett, 1968
飞蝗 *Locusta migratoria migratorioides*	2-甲氧基-5-乙烷基苯酚 2-Methoxy-5-ethylphenol	蝗蝻	形态测定 行为检测，GC	Nolte *et al*., 1973

续表 1 (Table 1 continued)

蝗虫物种 Locust species	鉴定或验证的化合物 Identified or verified compounds	化合物来源 Sources	检验方式 Identification and verification	文献 References
沙漠蝗 *S. gregaria* 飞蝗 *L. m. migratorioides*	苯酚 Phenol, 愈创木酚 Guaiacol, 藜芦醚 Veratrole	5 龄蝗蝻 未成熟的成虫、交配的与产卵的成虫	GC-MS，行为检测	Fuzeau-Braesch *et al*., 1988
沙漠蝗 *S. gregaria*	未鉴定化合物 No identified compounds	蝗蝻，成虫	行为检测	Obeng-Ofori *et al*., 1993
沙漠蝗 *S. gregaria*	苯甲醚 Anisole, 苯甲醛 Benzaldehyde, 藜芦醚 Veratrole, 愈创木酚 Guaiacol, 苯乙腈 Phenylacetonitrile, PAN, 苯酚 Phenol	性成熟的雄性成虫	GC-MS，行为检测 Electroantennograms (EAG)	Torto *et al*., 1994
沙漠蝗 *S. gregaria*	愈创木酚 Guaiacol，苯酚 Phenol	蝗蝻，未成熟与性成熟成虫的粪便	GC-MS，行为检测，GC-EAD	Obeng-Ofori *et al*., 1994
沙漠蝗 *S. gregaria*	苯甲醚 Anisole, 苯甲醛 Benzaldehyde, 藜芦醚 Veratrole, 愈创木酚 Guaiacol, 苯乙腈 PAN, 苯酚 Phenol	蝗蝻，成虫	GC-MS，行为检测，EAG	Njagi *et al*, 1996
沙漠蝗 *S. gregaria*	己醛 Hexanal，辛醛 Octanal，壬醛 Nonanal，癸醛 Decanal，己酸 Hexanoic acid，辛酸 Octanoic acid，壬酸 Nonanoic acid 和癸酸 Decanoic acid	蝗蝻	GC-MS，行为检测，GC-EAD	Torto *et al*, 1996
沙漠蝗 *S. gregaria*	己醛 Hexanal, 辛醛 Octanal, 壬醛 Nonanal, 癸醛 Decanal, 己酸 Hexanoic acid, 辛酸 Octanoic acid, 壬酸 Nonanoic acid, 癸酸 Decanoic acid；愈创木酚 Guaiacol，苯酚 Phenol，吲哚 Indole	蝗蝻与粪便	行为检测（使用活虫抽取的气味化合物）, GC-EAD	Niassy*et al*, 1999
沙漠蝗 *S. gregaria*	藜芦醚 Veratrole，愈创木酚 Guaiacol，苯乙腈 PAN，苯酚 Phenol，4-乙烯基藜芦醇 4-Vinylveratrole	成虫	GC-MS，GC-EAD	Niassy *et al*, 1999
飞蝗 *L. m. migratorioides*	己酸 Hexanoic acid，苯乙腈 PAN, 愈创木酚 Guaiacol，苯酚 Phenol，吲哚 Indole	蝗蝻与粪便	GC-MS，GC-EAD	Niassy *et al*, 1999
飞蝗 *L. m. migratorioides*	反式-2-戊烯醛（*E*）-2-Pentenal，反式-2-戊烯醛（*Z*）-2-Pentenal，顺-2-己烯醛（Z）-2-Hexenal，顺-2-戊烯醇(*Z*)-2-Penten-l-ol，顺-2-己烯-1 醇(Z)-2-Hexen-l-ol，藜芦醚 Veratrole, 己酸 Hexanoic acid，愈创木酚 Guaiacol，壬酸 Nonanoic acid	成虫	GC-MS，GC-EAD	Niassy *et al*, 1999
飞蝗 *Locusta migratoria manilensis*	己醛 Hexanal，环己醇 Cyclohexanol，庚醛 Heptanal，苯酚 Phenol，2,5-二甲基吡嗪 2,5-Dimethylpyrazine，苄醇 Benzyl alcohol，苯甲醛 Benzaldehyde，愈创木酚 Guaiacol，壬醛 Nonanal, 2,6,6-三甲基-2-环己烯-1,4-二酮 2,6,6-Trimethyl-2-cyclohexene-1,4-dione，癸醛 Decanal	成虫	GC-MS，行为检测，GC-EAD	Shi *et al*, 2011
飞蝗 *L. migratoria*	苯乙腈 PAN，苯甲醛 Benzaldehyde，苯乙醛 Benzeneacetaldehyde，苯甲酸 Benzoic acid，苯甲醚 Anisole，苯酚 Phenol，愈创木酚 Guaiacol，4-乙烯基苯甲醚 4-Vinylanisole，苯乙醇 Phenethyl alcohol，藜芦醚 Veratrole，乙酸 Acetic acid, 己酸 Hexanoic acid，癸酸 Decanoic acid，2,3-丁二醇 2,3-Butanediol 等	蝗蝻，成虫	GC-MS，GC-MS/MS	Wei *et al*, 2017

续表 1 (Table 1 continued)

蝗虫物种 Locust species	鉴定或验证的化合物 Identified or verified compounds	化合物来源 Source	检验方式 Identification and verification	文献 References
飞蝗 *L. migratoria*	4-乙烯基苯甲醚 4-Vinylanisole	蝗蝻，成虫	GC-MS，行为检测，电生理检测，OR 鉴定与验证，户外与大田实验	Guo *et al*, 2020

1 群聚信息素的定义与特征

群聚信息素一般被定义为个体释放的，能够吸引招募同种个体聚集到一个特定区域的化合物，受这种化合物吸引的个体没有性别差异或与释放者为同一性别（Shorey, 1973; Wertheim *et al*., 2005）。这个定义将群聚信息素与性信息素吸引异性的特征做了明确的区分。群聚信息素可以通过特定的腺体、气孔或者参与消化与生殖的组织来释放。释放者可以是成虫期的雌性、雄性以及两性，也可以是处在不成熟的发育阶段，包括卵、幼虫/若虫以及蛹期（Wertheim *et al*., 2005）。群聚信息素可以是单一的化合物也可以是一组化合物的混合物，其比例会受个体差异与地理种群影响（Boake and Wade, 1984; Hodges *et al*., 2002）。由于这几方面的特征，不同昆虫的群聚信息素具有自身的特征。

蝗虫的散居型与群居型在自然界中同时存在，两型转变可以发生在蝗虫的所有蝗蝻期和成虫早期且没有性别差异，而诱发两型转变最直接的因素就是种群密度的改变（Uvarov, 1966, 1977）。由此，蝗虫群聚信息素理论上应具有如下特征，一种或一组在群居型个体中释放量较高甚至是特异性释放，在蝗蝻与成虫期都能释放，能够同时吸引雌雄蝗蝻与成虫的化合物。

2 蝗虫群聚信息素的研究进程

在研究蝗虫两型转变过程中，人们试图在实验室中培养出典型的散居型蝗虫。但是研究发现隔绝了触觉和视觉并不能诱导出完全的散居型特征，单独饲养的蝗虫总是保留了部分的群居型特征（Nolte, 1963）。Gillet 等（1968）比较了饲养过蝗虫的实验室和从未饲养过蝗虫的实验室培养出的散居型蝗虫的行为特征，发现这两种来源的散居型蝗虫在行为上具有显著差异，饲养过蝗虫的实验室得到的散居蝗虫依然保留较高的形成群体的能力，这些结果表明蝗虫释放到空气中的某些物质诱导了蝗虫的群聚行为。

Nolte 等（1973）鉴定了飞蝗蝗蝻释放的化合物 2-甲氧基-5-乙烷基苯酚，并发现该化合物能够显著提高减数分裂期间的交叉频率与蝗蝻表皮的黑化，同时能够改变成虫的形态与蝗蝻的行为，作者将其命名为蝗醇（Locustol），这是蝗虫中第一个被鉴定的化合物，但是在之后的研究中该化合物并未被重复鉴定出来。

Fuzeau-Braesch 等（1988）报道了飞蝗与沙漠蝗群居型蝗蝻和各个发育阶段的成虫体表挥发物中 3 种主要成分，即藜芦醚，愈创木酚与苯酚，并且发现这 3 种化合物与其混合物均能增强飞蝗与沙漠蝗蝗蝻与各发育阶段成虫的群聚行为。

在另一项研究中，通过嗅觉双选仪的检测，相对于空气，沙漠蝗蝗蝻总是偏好选择蝗蝻顶空挥发物的一侧。在成虫中，未成熟和性成熟的成虫只对性成熟的成虫的顶空挥发物有反应，而对蝗蝻和未成熟成虫的顶空挥发物没有反应，由此推测出沙漠蝗蝗蝻与成虫分别存在各自的群聚信息素（Obeng-Ofori *et al*., 1993）。另外，沙漠蝗蝗蝻总是偏好选择蝗蝻或者未成熟成虫粪便挥发物的一侧，而对性成熟成虫粪便挥发物没有明显偏好。未成熟与性成熟的成虫对蝗蝻与成虫的粪便挥发物有明显行为反应。GC-EAD 的结果表明，幼虫与未成熟成虫粪便中能够引起触角明

显电生理反应的是苯酚和愈创木酚，而性成熟成虫中能占主导的是苯乙腈，另外包含较低含量的苯酚和愈创木酚（Obeng-Ofori *et al*., 1994）。

Torto 等（1994，1996）分别鉴定了沙漠蝗群居型成虫与蝗蝻的气味谱。他们在性成熟的雄性成虫中检测到了 6 种有电生理活性的芳香族化合物，分别为苯甲醚、苯甲醛、苯乙腈、藜芦醚、愈创木酚与苯酚，而这些化合物在刚羽化的雄性成虫中与所有雌性成虫中检测不到或者含量极低。通过对刚羽化与性成熟的成虫对化合物的混合物的行为检测，他们认为成虫群聚信息素包含了 4 个化合物，分别为苯乙腈、愈创木酚、苯酚与苯甲醛。同时这些在成虫中有效的化合物却不能引起蝗蝻的行为反应。因此他们认为沙漠蝗中成虫群聚信息素的释放具有性别差异，而且蝗蝻与成虫存在两套群聚信息素系统。1996 年，该研究团队分析检测了沙漠蝗蝗蝻的气味挥发物，鉴定到了己醛、辛醛、壬醛、癸醛、己酸、辛酸、壬酸和癸酸。这 8 种化合物的混合物能够显著引起 5 龄蝗蝻的群聚反应，而且粪便释放的愈创木酚与苯酚与这 8 种化合物有协同增效作用。因此他们认为，沙漠蝗蝗蝻的群聚信息素主要为醛类和酸类化合物。

另一个团队通过对群居型和散居型雄性成虫体表挥发物的定性定量分析发现，苯乙腈是群居型成虫雄虫特有释放的，散居型中不释放苯乙腈。但对苯甲醚，苯甲醛、藜芦醚、愈创木酚和苯酚的定量结果未做描述。通过行为检测群居型与散居型雄虫和雌虫对苯乙腈，苯甲醛、藜芦醚、愈创木酚、苯酚和苯甲醚的反应，发现苯甲醚和藜芦醚没有行为活性，其他 4 种化合物均能引起群居型和散居型的行为反应。在 4 种有行为活性的化合物中，能够引起群散蝗虫显著差异的电生理反应，但是群散的反应差异没有明显规律（Njagi *et al*., 1996）。

Niassy 等（1999）测定了飞蝗与沙漠蝗不同龄期对各自气味挥发物种内与种间的行为反应。飞蝗蝗蝻仅对其自身的挥发物有行为反应，但对成虫的气味未表现出偏好；但飞蝗雌性与雄性成虫对其自身与蝗蝻的气味挥发物均具有明显的行为反应。此外，飞蝗的蝗蝻对沙漠蝗蝗蝻挥发物，飞蝗成虫对沙漠蝗成虫的挥发物均表现出明显的行为反应。反之，沙漠蝗蝗蝻对飞蝗蝗蝻的挥发物，沙漠蝗成虫对飞蝗成虫挥发物均能表现出行为反应。同时，他们还鉴定了飞蝗与沙漠蝗对气味化合物的电生理反应。飞蝗蝗蝻气味挥发物中有 3 种化合物能够引起飞蝗与沙漠蝗触角强烈的电生理反应，分别为己酸、苯乙腈与一种未鉴定的化合物。沙漠蝗蝗蝻中有电生理活性的 8 种化合物，己醛、辛醛、壬醛、癸醛、己酸、辛酸、壬酸和癸酸，只有酸类化合物能够引起飞蝗触角的电生理反应。飞蝗成虫挥发物中有 9 种，反式-2-戊烯醛、反式-2-戊烯醛、顺-2-己烯醛、顺-2-戊烯醇，顺-2-己烯-1 醇、藜芦醚、己酸、愈创木酚、壬酸以及 5 种未鉴定但可能是脂肪酸类化合物能够引起飞蝗触角的电生理反应；其中大部分均能引起沙漠蝗触角的电生理反应。沙漠蝗成虫中有电生理活性的 5 种化合物藜芦醚、愈创木酚、苯乙腈、苯酚和 4-乙烯基藜芦醇，大部分也都可以引起飞蝗的电生理反应。此外，飞蝗与沙漠蝗蝗蝻的粪便中鉴定出 3 种化合物，分别为愈创木酚、苯酚与吲哚，这 3 种化合物也是电生理活性化合物。

Shi 等（2011）对羽化后 2 d 的飞蝗粪便挥发物进行分析，发现了 11 种电生理活性物质，己醛、环己醇、庚醛、苯酚、2,5-二甲基吡嗪、苄醇、苯甲醛、愈创木酚、壬醛、2,6,6-三甲基-2-环己烯-1,4-二酮和癸醛。其中只有己醛、壬醛、苯甲醛、环己醇与 2,5-二甲基吡嗪能引起羽化 2 d 雄性成虫的行为反应，而且 5 种化合物的混合物的行为反应较单一化合物更强。

Wei 等（2017）利用高灵敏度的固纤维萃取与高精度的质谱分析技术，分析了飞蝗在不同发育阶段与型变过程中体表与粪便挥发物的成分与动态变化。此工作共鉴定了 35 种主要成分，其中 25 种为体表和粪便共同挥发，10 种为粪便特异挥发物。体表挥发物中包括苯乙腈、苯甲醛、苯乙醛、苯甲酸、苯甲醚、苯酚、愈创木酚、4-乙烯基苯甲醚、苯乙醇、藜芦醚等芳香族化合物，以及脂肪族化合物乙酸、己酸、癸酸、2,3-丁二

醇等。其中，苯乙腈与 4-乙烯基苯甲醚是群居型特异释放的化合物。这个工作从化学生态学的角度鉴定了引起飞蝗嗅觉行为的几乎所有化合物成分，奠定了飞蝗群聚信息素研究的基础。

苯乙腈是飞蝗体表挥发物中含量最高且是群居型特异性释放的化合物，因此苯乙腈有可能是飞蝗的群聚信息素。但随后的研究证明苯乙腈能够引起蝗虫明显的排斥反应，同时苯乙腈能够抑制天敌鸟类对蝗虫的取食。生化分析显示苯乙腈是剧毒物质氢氰酸（HCN）的前体，蝗虫受到攻击后会将苯乙腈转化为氢氰酸（Wei *et al.*, 2019）。这项研究不仅证明了苯乙腈作为防御性化合物抵御天敌的作用与机制，同时也确定了苯乙腈不是飞蝗的群聚信息素。

最近的一项研究对群居型蝗虫释放量较高的 6 种化合物苯乙腈、4-乙烯基苯甲醚（4VA）、苯甲醚、苯乙醇、苯甲醚与 2,5-二甲基吡嗪进行了行为双选检测，结果表明只有 4VA 能够引起飞蝗的吸引行为。文献报道的 3 种化合物愈创木酚、苯酚、藜芦醚以及它们的混合物（Fuzeau-Braesch *et al.*, 1988）也同时进行了评估，结果表明这些化合物均不能引起飞蝗的吸引反应。这一系列的行为实验确定了 4VA 对群居型和散居型飞蝗的不同发育阶段和性别都有很强的吸引力。4VA 能够响应蝗虫种群密度的变化，随着种群密度增加而增加，甚至它的产生可由 4-5 只散居飞蝗聚集而触发，具有很低的诱发阈值。在飞蝗触角上的 4 种主要感器类型中，4VA 特异引起锥形感器的反应。在蝗虫的上百个嗅觉受体中，定位在锥形感器中的嗅觉受体 OR35 是 4VA 的特异性受体。当使用基因编辑技术 CRISPR/Cas9 敲除 OR35 后，飞蝗突变体的触角与锥形感器神经电生理反应显著降低，突变体也对 4VA 的响应行为和吸引力丧失。此外，室外草地双选和诱捕实验证明 4VA 对实验室种群在户外具有很强的吸引力。在蝗虫野外发生区天津北大港，大范围的区块实验再一次证明 4VA 不仅能吸引野外种群，而且不受自然环境中蝗虫背景密度的影响（Guo *et al.*, 2020）。本研究首次从化学分析，行为验证，神经电生理记录，嗅觉受体鉴定，基因敲除，野外验证等多个层面对飞蝗群居信息素进行了全面而充分的鉴定和验证，发现和确定了 4VA 是飞蝗群聚信息素。

3 过去蝗虫群聚信息素研究的局限

综合 20 世纪 60 到 90 年代的研究，我们不难发现对于沙漠蝗群聚信息素的评测总体是比较混乱的，这主要有几方面原因。首先，化合物仅限于定性鉴定，缺乏群居型-散居型、蝗蝻-成虫及雌性-雄性等组别之间的比较，化合物的释放组织与释放动态等描述更是几乎没有。因此，从逻辑上很难推测出哪种化合物更有可能具备群聚信息素的特征。其次，这些研究缺乏对特定化合物或混合物强有力的行为评估数据，包括两型、不同发育阶段以及两性蝗虫的行为反应数据。这是评估化合物是否具备群聚信息素特征的最重要因素之一。另外，有些研究的电生理数据与行为检测不匹配，行为检测使用活虫的顶空抽提物，因此能够诱发行为反应的成分不清楚；而具有电生理反应的化合物却并未被应用到行为检测中，导致确定的化合物成分在蝗虫行为中效果不明。

以沙漠蝗中苯乙腈的研究结果为例，苯乙腈只在性成熟的雄性成虫中释放，在蝗蝻期与未成熟的成虫中含量极低几乎检测不到，这样的释放特征与性行为更具相关性。Seidelmann 等通过一系列的研究证明了苯乙腈是能够诱发性成熟雄性成虫强烈的排斥反应，是雄虫求偶过程中抑制其他雄虫求偶行为的信息素（Seidelmann *et al.*, 2000, 2003, 2005; Seidelmann and Ferenz, 2002）。在自然界中，蝗虫在蝗蝻期就可以大规模群聚，而苯乙腈作为成虫特异释放的信息素显然不能吸引蝗蝻。因此，人们提出了蝗蝻期的群聚信息素是愈创木酚与苯酚的混合物。然而，这两个化合物主要由粪便释放，粪便的不可移动性是否可以支持蝗虫在快速移动中的聚集也值得商榷。总的说来，蝗虫在蝗蝻期与成虫期利用不同的化合物，并通过不同的释放方式来吸引其他个体实际上与生物体低耗高效的诉求相悖。忽略化合物本身的释放特征，仅凭行为与电生理的部分数据得出的结论值得推敲。

4　现今蝗虫群聚信息素的鉴定与验证

那么鉴定并验证蝗虫的群聚信息素需要哪些层面的证据呢？首先需要根据蝗虫生物学特性推测出蝗虫群聚信息素的释放特征，蝗虫具有群居型与散居型两种状态，且不论性别都可以在蝗蝻期与成虫早期相互转变，那么理论上群聚信息素应该在蝗蝻期与成虫期均有释放，同时在群居型中释放量较高的化合物可能性更大。因此，实验需要通过比较群居型-散居型，不同发育阶段，雌雄两性之间化合物的释放动态，寻找出符合预期与蝗虫群聚行为密切相关的备选化合物。随后，利用高效准确的行为评估范式，对备选化合物进行相同标准的筛选，找到能够引起蝗虫嗅觉吸引行为的化合物，从而将备选化合物聚焦到更小的范围内。随后将行为评估扩大到不同发育阶段、不同性别及不同密度的蝗虫，从各个方面证明目标化合物具备吸引蝗虫的能力。嗅觉系统对该化合物不同浓度下的电生理反应同样是验证化合物的重要证据。利用经典的 GC-EAD、EAG、SSR 等检测技术，可以从整根触角和单个感器层面上确定蝗虫是否能够对目标化合物产生电生理反应。除了电生理层面的证据，结合目标化合物的关键嗅觉基因也应被鉴定解析，结合基因组学、分子生物学与基因编辑等方法与技术，克隆筛选结合该化合物的气味结合蛋白与嗅觉受体，同时利用 RNAi 或 CRISPR-Cas9 进行基因敲减或敲除，并检测这些品系对目标化合物的电生理与行为反应的变化，验证这些关键嗅觉基因的功能。更进一步，中枢系统对目标化合物的处理模式是解析蝗虫应对目标化合物做出吸引行为决策的关键节点，同样利用电生理记录、分子生物学与基因操纵等技术鉴定出对目标化合物的有反应的神经元，并计算模拟这些神经元对目标化合物的神经反应模式与内在机制。最终，实验室的结果是否能够在户外和野外重现是鉴定群聚信息素的重要证据，在户外与野外实验中，目标化合物在不同光线、温度、植被等条件下对蝗虫的吸引效果的评估，将为该化合物未来在实际生产中的应用奠定基础。

5　展望

蝗虫群聚信息素的研究因为种种局限长时间停留在化合物鉴定与验证层面，直到 2020 年才第一次确定了飞蝗的群聚信息素。因此，关于群聚信息素的拓展研究与应用几乎处于空白阶段。以群聚信息素为核心，向上需要追溯群聚信息素的来源，包括解析群聚信息素的生物合成途径及鉴定合成底物、中间体以及关键酶等；同时需要明确群聚信息素是由什么外界刺激因素触发，这其中的关键基因和通路是什么？向下需要进一步揭示群聚信息素在蝗虫群体形成中的行为与神经分子机制，即蝗虫的外周与中枢系统是如何接收、传递和处理群聚信息素提供的信息，随后又会做出怎样的行为决策从而推动蝗群的形成。这些问题的回答不仅将为我们认识蝗虫群聚成灾的核心起源提供重要信息，同时也将为我们控制蝗灾提供重要的靶标。针对这些重要靶标，如何结合其他领域如化学生物学、结构生物学、多种组学等最新的研究进展，开发应用相应的小分子行为调节剂，将蝗虫控制在不聚群无害的散居状态下，从而实现蝗灾的绿色可持续防控目标，也是值得我们思考与并在实践中尝试的。

参考文献 (References)

Boake CRB, Wade MJ, 1984. Populations of the red flour beetle *Tribolium cstaneum* (Coleoptera, Tenebrionidae) differ in their sensitivity to aggregation pheromones. *Environ. Entomol.*, 13(5): 1182–1185.

Bradbury JW, Vehrencamp SL, Bradbury JW, Vehrencamp SL, 1998. Principles of Animal Communication. i-xiv. Sunderland :Sinauer Associates, Inc. 1–882.

Carde RT, Bell WJ, 1995. Chemical Ecology of Insects. 2. i-viii. London：Chapman & Hall. 1–433.

Carde RT, Minks AK, 1997. Insect Pheromone Research: New Directions. i-xxii. 1–684.

Dicke M, Grostal P, 2001. Chemical detection of natural enemies by arthropods: An ecological perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32: 1–23.

Fuzeau-Braesch S, Genin E, Jullien R, Knowles E, Papin C, 1988. Composition and role of volatile substances in atmosphere surrounding two gregarious locusts, *Locusta migratoria* and

Schistocerca gregaria. *J. Chem. Ecol.* 14(3): 1023–1033.

Gillett S, 1968. Airborne factor affecting grouping behaviour of locusts. *Nature*, 218(5143): 782–783.

Guo XJ, Yu QQ, Chen DF, Wei JN, Yang PC, Yu J, Wang XH, Kang L, 2020. 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584(7822): 584–588.

Hodges RJ, Birkinshaw LA, Farman DI, 2002. Intermale variation in aggregation pheromone release in *Prostephanus truncatus*. *J. Chem. Ecol.*, 28(8): 1665–1674.

Niassy A, Torto B, Njagi PGN, Hassanali A, Obeng-Ofori D, Ayertey JN, 1999. Intra- and interspecific aggregation responses of *Locusta migratoria migratorioides* and *Schistocerca gregaria* and a comparison of their pheromone emissions. *J. Chem. Ecol.*, 25(5): 1029–1042.

Njagi PGN, Torto B, ObengOfori D, Hassanali A, 1996. Phase-independent responses to phase-specific aggregation pheromone in adult desert locusts, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Physiol. Entomol.*, 21(2): 131–137.

Nolte DJ, 1963. A pheromone for melanization of locusts. *Nature*, 200(490): 660–661.

Nolte DJ, Eggers SH, May IR, 1973. Locust pheromone-locustol. *J. Insect. Physiol.*, 19(8): 1547–1554.

Obeng-Ofori D, Torto B, Hassanali A,1993. Evidence for mediation of two releaser pheromones in the aggregation behavior of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskal) (Orthoptera: Acrididae). *J. Chem. Ecol.*, 19(8): 1665–1676.

Obeng-Ofori D, Torto B, Njagi PG, Hassanali A, Amiani H, 1994. Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskal) (Orthoptera: Acrididae). *J. Chem. Ecol.*, 20(8): 2077–2087.

Parrish JK, Edelstein-Keshet L, 1999. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 284(5411): 99–101.

Pener MP, Simpson SJ, 2009. Locust phase polyphenism: An update. *Advances in Insect Physiology*, 36: 1–272.

Seidelmann K, Ferenz HJ, 2002. Courtship inhibition pheromone in desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 48(11): 991–996.

Seidelmann K, Luber K, Ferenz HJ, 2000. Analysis of release and role of benzyl cyanide in male desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Chem. Ecol.*, 26(8): 1897–1910.

Seidelmann K, Warnstorff K, Ferenz HJ, 2005. Phenylacetonitrile is a male specific repellent in gregarious desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Chemoecology*, 15(1): 37–43.

Seidelmann K, Weinert H, Ferenz H, 2003. Wings and legs are production sites for the desert locust courtship-inhibition pheromone, phenylacetonitrile. *J. Insect Physiol.*, 49(12): 1125–1133.

Shi WP, Sun HL, Edward N, Yan YH, 2011. Fecal volatile components elicit aggregation in the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Orthoptera: Acrididae). *Insect Sci.*, 18(2): 166–174.

Shorey HH, 1973. Behavioral responses to insect pheromones. *Annu. Rev. Entomol.*, 18: 349–380.

Song H, 2005. Phylogenetic perspectives on the evolution of locust phase polyphenism. *Journal of Orthoptera Research*, 14(2): 235–245.

Torto B, Njagi PG, Hassanali A, Amiani H, 1996. Aggregation pheromone system of nymphal gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskal). *J. Chem. Ecol.*, 22(12): 2273–2281.

Torto B, Obengofori D, Njagi PGN, Hassanali A, Amiani H, 1994. Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskal). *J. Chem. Ecol.*, 20(7): 1749–1762.

Uvarov B, 1977. Grasshoppers and Locusts. A handbook of General Acridology. Volume 2. Behaviour, Ecology, Biogeography, Population Dynamics. London: Centre Overseas Pest Research. 1–597.

Uvarov BP, 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bulletin of Entomological Research London*, 12: 135–163.

Uvarov SB, 1966. Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Volume I. Anatomy, Physiology, Development, Phase Polymorphism, Introduction to Taxonomy. London: Cambridge University Press. i-xi. 1–481.

Wang XH, Kang L, 2014. Molecular mechanisms of phase change in locusts. *Annu. Rev. Entomol.*, 59: 225–244.

Wei JN, Shao WB, Cao MM, Ge J, Yang PC, Chen L, Wang XH, Kang L, 2019. Phenylacetonitrile in locusts facilitates an antipredator defense by acting as an olfactory aposematic signal and cyanide precursor. *Sci. Adv.*, 5(1): eaav5495.

Wei JN, Shao WB, Wang XH, Ge J, Chen XY, Yu D, Kang L, 2017. Composition and emission dynamics of migratory locust volatiles in response to changes in developmental stages and population density. *Insect Sci.*, 24(1): 60–72.

Wertheim B, van Baalen EJA, Dicke M, Vet LEM, 2005. Pheromone-mediated aggregation in nonsocial arthropods: An evolutionary ecological perspective. *Annu. Rev. Entomol.*, 50: 321–346.