

DOI:10.12405/j.issn.2097-1486.2025.01.001

编者按:

在“绿色农业”与“可持续发展”日益受到重视的背景下,传统化学农药所引发的抗药性及环境污染等问题亟需生态友好型替代方案。王琛柱等在此综述中聚焦信息化学物质在害虫综合治理中的关键作用,系统梳理了性信息素与他感素在昆虫行为调控与三营养级互作中的重要作用,结合合成生物学的最新进展,探讨了其在酵母和植物等底盘生物中的生物工程合成策略。文章体现出对生态机制的深刻理解与对技术转化的前瞻思考,为构建低成本、环境友好的害虫治理方案提供了理论支撑,具有重要的科学意义与实践价值。

在合成生物学时代利用信息化学物质改进害虫防治

王琛柱^{1,2*}, 莫宝童¹, 张建珍¹

1. 山西大学 合成生物学学院/生命科学学院, 山西 太原 030006

2. 中国科学院 动物研究所, 北京 100101

摘要: 害虫防治对人类社会至关重要,它不仅控制害虫对农林园艺的损害,还关乎人畜健康和环境安全。从生物和环境整体观点出发的害虫综合治理策略已经深入人心。合成生物学的兴起为研究生态系统内的复杂化学信息网并从中产生防治虫害新方法创造了机会。本文着眼于生物学研究的分析与合成两个思路,探讨了两个问题:(1)怎样利用信息化学物质调控害虫种群?(2)合成生物学如何为基于信息化学的害虫防治方法提供新的选择?本文讨论了分析与合成观念的对立统一关系,展望了信息素和他感素的生物合成在生物制造方面的应用潜力。

关键词: 信息化学物质;合成生物学;性信息素;十字花科植物;芥子油苷

中图分类号:S476

文献标志码:A

文章编号:2097-1486(2025)01-0001-12

Semiochemicals for pest control in the age of synthetic biology

WANG Chenzhu^{1,2*}, MO Baotong¹, ZHANG Jianzhen¹

1. School of Synthetic Biology/ School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China

2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Pest control is vitally important to human society. It not only controls the damage to agriculture, forestry and horticulture, but also relates to human and animal health and environmental safety. The strategy of integrated pest management (IPM) from a holistic biological and environmental perspective has gained popularity. The rise of synthetic biology has created opportunities for investigating semiochemicals involved in interactions between organisms within ecosystems and developing innovative approaches for pest management. This paper focuses on the biological approaches of analysis and synthesis and explores two questions: (1) How can we harness semiochemicals to control pest populations? (2) How can synthetic biology provide new options for pest control methods based on semiochemistry? The paper also discusses the unity of opposites between analysis and synthesis, and the application potential of the biosynthesis of pheromones and allelochemicals in bio-manufacturing.

Key words: semiochemicals; synthetic biology; sex pheromones; cruciferous plants; glucosinolates

*通信作者

基金项目:国家自然科学基金面上项目(32372541);国家自然科学基金重点项目(32130090)

收稿日期:2025-02-12;修回日期:2025-03-02

0 引言

昆虫是地球上多样性最高的生物群体,其生物量约占地球动物生物量的20%,是陆地生态系统的重要组成部分。在维系生态系统的食物链中,不少昆虫处于第二营养级,扮演着取食第一营养级——绿色植物的角色,有的则在第三和第四营养级扮演着天敌的角色。自然生态系统内这种生态关系多处于一种平衡状态,当人类开始集约化、逐步发展农林园艺以满足不断增长的需求时,系统的平衡状态不断地被扰动甚至打破。当部分昆虫争夺人类从农业、园艺和林业等生产系统中获得的资源时,这些昆虫就成为所谓的“害虫”。如果对这些昆虫不采取某种形式的有效控制,虫害会引起人类巨大的经济损失。

在第二次世界大战之前,可用的杀虫剂很有限,多是从植物中提取的。例如,1690年人们知道烟草的提取物能有效控制害虫,在19世纪初人们发现除虫菊和鱼藤属植物根提取物有杀虫活性,后来印楝树的提取物被证明具有杀虫活性^[1-2]。这些提取物中主要的活性成分分别是烟碱、除虫菊酯、鱼藤酮和印楝素,但这些天然产物的可得性和有效性十分有限。直到第二次世界大战后,有机氯、有机磷、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯类等化学合成杀虫剂出现,才有了工业规模的高效、可消费得起的杀虫剂。廉价、高效、广谱的合成杀虫剂的使用一时解决了农林虫害问题,还为兽医和公共卫生系统中媒介昆虫的防治问题提供了有效对策。

然而,好景不长,害虫很快对有机合成杀虫剂产生了抗性。与此同时,随着化肥和农药的大量使用以及高产作物品种的单一种植,导致了許多害虫的爆发,更严重的是杀虫剂滥用使环境受到污染、生态系统遭到破坏。蕾切尔·卡森(Rachel Carson)1962年出版的《寂静的春天》(*Silent Spring*)唤醒了人类对环境保护的意识,也为以生态关系为基础的害虫综合治理(IPM)策略的产生铺平了道路^[3-4]。害虫综合治理的主导思想是“从生物和环境的整体观点出发,本着预防为主为指导思想和安全、有效、经济、简易的原则,因地制宜,合理运用农业防治、化学防治、生物防治、物理防治方法和其他有效的生态学手段,把害虫防治在不足危害的水平,以达到保护人畜健康和增加生产的目的”^[5]。其中“整体观点”表明害虫综合治理要考虑生物与生物的相互作用、生物与环境以及环境各成分之间的关系。害虫综合治理思

想我国的害虫防治实践中得到了普遍应用,收到了很好的效果。

随着国家的不断进步、经济飞跃式的发展,海外贸易愈加频繁。农产品在各国间大规模的交换有意或无意地导致了外来昆虫引入的问题。有些外来昆虫在其原产国受到控制,在其本地生态系统中因天敌的存在而不致造成危害。然而,当它们被引入新的国家,输入地又具有有利的气候条件或缺乏有效的天敌时,这些外来昆虫会大量繁殖或不受天敌控制而成为新的害虫,有时还会取代本地物种,扰乱生态平衡^[6]。在应对这些突发性害虫方面,目前尚缺乏高效绿色的防控手段,仍然高度依赖化学杀虫剂的使用。在新的发展时期如何应对这种新的挑战,解决主要害虫的抗药性、次要害虫的再猖獗以及环境污染的问题,寻找新的绿色防治对策依然是当今国际范围的一个重要科学议题。

秉承害虫综合治理思想,利用生物间的化学信息联系调控害虫种群是一种颇具前景的害虫防治思路,因为与害虫相关的化学信号具有高效、特异和对环境友好等特征,在害虫监测中广泛应用的性引诱剂就是很好的证明。我们首先需要向大自然学习,从生态关系出发,解析生物种内和种间交流的关键化学信号。在此基础上,应用合成生物学(Synthetic Biology)研究理念,通过工程手段对信息化学物质的遗传、合成和代谢途径进行重新设计,赋予生物体新的功能,以满足对害虫精准防控的需要。

1 生物学研究的分析思路:生物的信息化学网

在陆地生态系统中,除了有形食物链和能量流动外,植物、动物与微生物之间还通过一系列复杂的化学信号构建了一个无形的信息化学网。在信息化学网中生物体产生的化学信号为生物间的交流提供了至关重要的支持,保证了各种生物的生存、发育和繁殖^[7]。在有机体间的交流中,携带信息并引起相应行为的化学信号物质统称为信息化学物质(semiochemicals)^[8-9]。根据生物间的相互作用方式,信息化学物质可以分为种内交流的化学物质和种间交流的化学物质,前者称为信息素(pheromones),是同一物种内个体之间通信的化学信号^[10-11];后者被称为他感素(allelochemicals),指由一个物种的个体释放并被另一物种个体感知的化学物质^[8]。

1.1 信息素

信息素通常是由多种化学成分以特定比率组成

的混合物,其作用具有高度的特异性和系统性。根据信息素引发的行为和生理反应的不同,信息素可分为性信息素(sex pheromone)、聚集信息素(aggregation pheromone)、疏散信息素(dispersal pheromone)、警戒信息素(alarm pheromone)、踪迹信息素(trail pheromone)等多种类型。

信息素在同一种昆虫不同个体之间的信息交流中至关重要,但是直到1959年,科学家才成功鉴定出第一个昆虫信息素。由于当时的化学分析条件和技术所限,Butenandt的研究团队花费了20多年的时间,使用超过10吨的家蚕(*Bombyx mori*)雌蛾,解剖了多达50万个腺体,最终从中提取出约12毫克的家蚕性信息素——蚕蛾醇(反8,顺10-十六碳双烯-1-醇,E8,Z10-16:OH)^[12]。这一突破性发现不仅为昆虫化学通信的研究奠定了基础,也开启了信息素在害虫治理和生态研究中的应用。在过去的半个世纪里,对昆虫信息素的广泛研究已经揭示了数千种昆虫的信息素成分及其化学性质或行为特征,这些信息素在农林害虫的种群监测、生态调控和防治措施中发挥着重要作用。

我国农作物重要害虫棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)与烟青虫(*Helicoverpa assulta*)的性信息素通信研究具有代表性。这两种昆虫同属铃夜蛾属(*Helicoverpa*),是近缘种,但寄主范围显著不同:棉铃虫是广食性昆虫,为害棉花、玉米、小麦等60科300多种植物^[13];而烟青虫是寡食性昆虫,主要为害烟草和辣椒等数种茄科植物^[14]。两种昆虫的性信息素的组分相同,都是顺11-十六碳烯醛(Z11-16:Ald)与顺9-十六碳烯醛(Z9-16:Ald),但是二组分在两种昆虫性信息素中的相对比率却完全相反:棉铃虫性信息素的Z11-16:Ald与Z9-16:Ald的比率是97:3,而烟青虫的为7:93,这是导致两个近缘种生殖隔离的主要原因^[15-16]。不过,在实验室条件下棉铃虫与烟青虫可以进行种间杂交^[17-19]。

棉铃虫和烟青虫的雌蛾如何产生组分相同但比例相反的性信息素呢?对两种昆虫性信息素生物合成的路径分析发现,棉铃虫以饱和十六酸为底物,经 $\Delta 11$ 脱饱和化及其后的还原和末端氧化反应,合成其性信息素主要组分Z11-16:Ald;同时以饱和十八酸为底物,经 $\Delta 11$ 脱饱和化和一轮碳链缩短反应,以及其后的还原和末端氧化,形成次要组分Z9-16:Ald;烟青虫则以饱和十六酸为底物,分别通过 $\Delta 9$ 和 $\Delta 11$ 脱饱和化,及其后的还原和末端氧化反应,合成其性信息素主要组分Z9-16:Ald和次要组分Z11-

16:Ald;同时,作用于顺11-十八碳烯酸(Z11-18:Acid)的碳链缩短反应也可少量发生,用来形成少量的Z9-16:Ald^[20]。Li等进一步分析发现,两种脱饱和酶基因LPAQ和NPVE的表达差异是造成棉铃虫和烟青虫性信息素腺体组分比例相反的关键因素^[21]。

两种昆虫雌蛾产生的性信息素只对同种雄蛾具有高效的引诱作用,是因为雄蛾具有与其性信息素组分和比率高度匹配的嗅觉感知系统(图1)。研究发现,在棉铃虫和烟青虫的触角上均分布有两种嗅觉感受神经元(olfactory sensory neurons),分别对Z11-16:Ald和Z9-16:Ald具有特异性反应^[22-23]。在同一物种中两种嗅觉感受神经元对相应性信息素组分感受的敏感性虽有一定的差异,但不构成嗅觉信号编码的主要因素;在棉铃虫和烟青虫触角上,感受两种性信息素的嗅觉感受神经元的丰度却完全相反,在棉铃虫中感受Z11-16:Ald的A型感器数量远远多于感受Z9-16:Ald的C型感器,而在烟青虫中则相反^[22]。这种差异同时也反映在嗅觉感受神经元内表达的结合两种信息素组分的信息素受体(pheromone receptor)的表达水平上,以及它们在脑中触角叶内各自投射的神经纤维球的体积大小上^[22-26]。在蛾类昆虫中,雄蛾的触角叶内拥有一个特殊的结构——巨大神经纤维球复合体(macrogglomerular complex, MGC),它位于触角神经进入触角叶的入口处,主要处理性信息素^[27-28]。在雄性棉铃虫和烟青虫的脑内,调谐Z11-16:Ald和Z9-16:Ald神经元的投射区域都在巨大神经纤维球复合体,但是具有不同的分布区域和激活的面积。在棉铃虫中,Z11-16:Ald激活的区域面积大于Z9-16:Ald;而在烟青虫Z11-16:Ald激活的区域面积小于Z9-16:Ald^[23,25]。

由此可见,蛾类昆虫雄性的嗅觉系统在结构和功能上与雌性产生的性信息素的组分和比率高度匹配,从而使得性信息素能够对同种异性表现出极强的吸引力,即使在极低的剂量下也能有效发挥作用。同时,信息素还兼具高度的特异性,对有益昆虫和人畜无害,不会对环境造成污染。所开发的性诱剂产品对雄蛾均具有显著的引诱效果,已广泛应用于害虫的种群监测、诱捕和迷向等综合治理措施中,为有效监测和防治害虫提供了重要的技术手段。例如,2019年草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)从缅甸传入中国云南省,在短时间内扩散至全国10多个省,对我国南方的玉米和水稻等农作物主要产区构成巨大威胁,农业农村部将性信息素作为全国草地贪夜蛾防控的重要措施。传入我国的草地贪夜蛾的

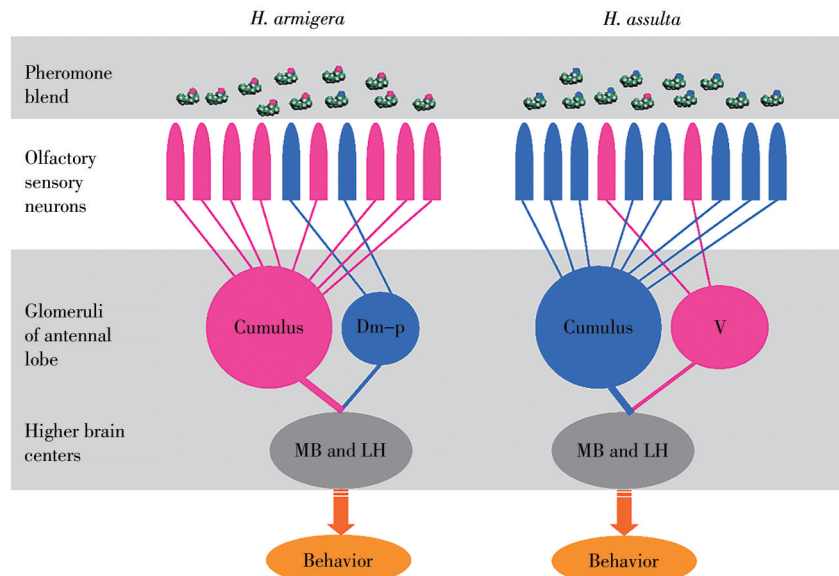


图1 近缘种棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和烟青虫(*Helicoverpa assulta*)的性信息素通信^[22]

雌性释放的比率相反的二元信息素混合物,雄性触角上感受信息素的嗅觉感受神经元,雄性脑中处理和整合信息素信号的触角叶神经纤维球与高级脑中心,雄性的行为反应(从上到下)。Dm-p,后背内侧神经纤维球;V:腹侧神经纤维球;MB:蕈体;LH:侧角。

Figure 1 Sex pheromone communications in two closely related species *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*^[22]

The binary pheromone blends with reversed ratios released by females, the olfactory sensory neurons in male antennae for pheromone reception, glomeruli of antennal lobes and higher brain centers in male brains for pheromone processing and integration, male behavioral responses (from top to bottom). Dm-p, posterior dorsomedial unit; V: ventral unit; MB: mushroom body; LH: lateral horn.

性信息素有两个主要组分,分别是顺9-十四乙酸酯(Z9-14:Ac)和顺7-十二乙酸酯(Z7-12:Ac),其比例为100:3.9^[29]。由此为基础的草地贪夜蛾性诱产品在田间表现出良好的诱集效果,为虫情及时监测提供了成本低、安装方便、敏感性强的有效工具^[30]。

1.2 他感素

他感素作为种间的化学信号,由某物种的个体产生,被他物种个体接收并引起行为和生理反应,但其中不包含食物中的营养物。根据他感素对产生者和接收者的利弊,分为以下3种:(1)利己素(allo-mone),对产生者有利而对接收者无利;(2)利他素(kairomone),对接收者有利而对产生者无利;(3)共益素(synomone),对产生者和接收者都有利^[8]。在植物—害虫—天敌三营养级相互作用系统中,植物次生代谢产物如棉花中的棉酚和单宁一般作为植物利己素用来防御害虫等的侵害,同时植物受害虫攻击后,会释放出一些被称为植食者诱导的植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs),这种挥发物作为共益素对害虫的天敌具有吸引力,天敌据其定位寄主以达到寄生的目的^[31]。

棉铃虫齿唇姬蜂(*Camptocryptus chlorideae*)是一

种棉铃虫和烟青虫的重要寄生蜂(图2)^[32-33]。在棉花—棉铃虫—棉铃虫齿唇姬蜂相互作用系统中,当植物被棉铃虫为害后可释放出一种挥发性物质顺式茉莉酮(Z-jasmone),它可以引导棉铃虫齿唇姬蜂雌性定位寄主幼虫^[34]。与此同时,十四醛(tetradecanal)和2-十七烷酮(2-heptadecanone)作为棉铃虫齿唇姬蜂的性信息素,可吸引寄生蜂的雄性。综合利用植食者诱导的植物挥发物和寄生蜂的性信息素可有效地调控寄生蜂雌性和雄性行为,以引导寄生蜂雄性定位雌性,雌性定位寄主害虫,可以显著提高棉铃虫齿唇姬蜂对寄主幼虫的寄生率^[35]。

大多数植物他感素对昆虫有防御作用,抑制植食性昆虫的产卵和取食,影响昆虫的存活、生长发育和繁殖,是植物的利己素。然而,植食性昆虫对植物的化学防御具有丰富多样的适应性,通过对次生物质躲避、解毒、选贮(sequestration)等方式,避免或减少对自身的危害,而适应的极致是有的昆虫不仅不受次生物质的毒害,反而把它们作为识别寄主植物的标志,并且嗜食成瘾。这方面最著名的实例是十字花科植物与取食它们的昆虫之间的关系。十字花科(Cruciferae 或 Brassicaceae)植物中的芥子油苷

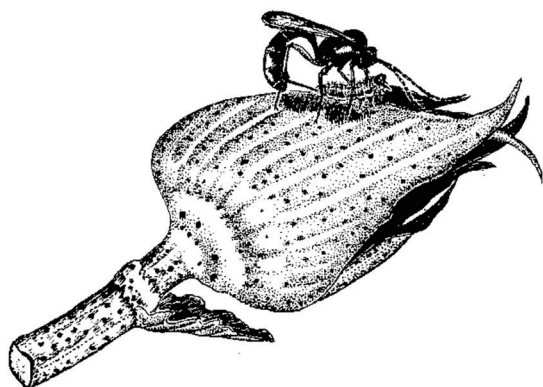


图2 棉花、棉铃虫和棉铃虫齿唇姬蜂之间的三营养级
交互关系^[36]

Figure 2 The tritrophic interactions among cotton,
Helicoverpa armigera, and *Campoletis chloridae*^[36]

(glucosinolates), 是菜粉蝶 (*Pieris rapae*) 和大菜粉蝶 (*Pieris brassicae*) 识别其寄主植物的标志刺激物 (token stimuli), 当其涂抹在非寄主植物叶或滤纸片上后, 非寄主植物叶或滤纸片也变得能被两种昆虫取食^[37]。一个多世纪以来, 为揭开这类害虫对芥子油苷成瘾之谜, 几代科学家对芥子油苷在植物中的种类、性质和合成途径以及昆虫成瘾的行为表现和化学感受机制方面做了大量的研究。芥子油苷根据其R侧链氨基酸的来源不同, 可以划分为脂肪族、吡啶族和芳香族芥子油苷^[37-39]。例如, 常见的十字花科植物的芥子油苷中, 黑芥子苷 (sinigrin)、萝卜硫苷 (glucoraphanin)、屈花菜苷 (glucoiberin) 和 3-丁烯基硫苷 (gluconapin) 属脂肪族, 芸苔葡萄糖硫苷 (gluco-brassicin) 属吡啶族, 而豆瓣菜苷 (gluconasturtiin) 属芳香族^[38-42]。不同的十字花科植物, 甚至同一植物的不同品种, 都具有特异的芥子油苷组成谱, 并且芥子油苷的含量在同一植物的不同部位以及同一部位的不同生长阶段也会发生显著变化^[39-41, 43]。虽然菜粉蝶对芥子油苷的成瘾机制研究在行为和生理方面取得了很多进展, 但是在分子机制方面近期才取得突破。在2021年, Yang等鉴定到味觉受体Gr28介导了菜粉蝶成虫和幼虫对黑芥子苷的感受 (图3)^[44]。

在十字花科植物中, 与芥子油苷相伴存在的还有一类黑芥子酶 (myrosinase)。通常情况下它们相互分离, 当植物受到损伤后二者相遇, 芥子油苷被水解产生挥发性的异硫氰酸酯 (isothiocyanates, ITC)、腈类和其他化合物^[46-47]。异硫氰酸酯对广食性植食性昆虫具有驱避作用, 并表现出毒性, 而专食性植食性昆虫反而把它们作为定位寄主植物的重要信号^[48-49]。Liu等通过对小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 的

气味受体 (odorant receptors, Ors) 进行功能分析, 发现 Or35 和 Or49 共同介导了小菜蛾对异硫氰酸酯的嗅觉感受, 首次揭示了十字花科专食性昆虫对寄主选择的分子基础^[50]。

当我们深入了解生物间这种十分微妙的化学关系及其相互作用机制, 就可以利用这些信息化合物来调节系统内与害虫相关的生态关系, 实现对害虫的合理管控。

2 生物学研究的合成思路: 信息化学物质的生物工厂

信息化学物质都是天然产物。有机化学家凭借对有机化学精深的造诣和卓越的创造力, 可以对部分天然产物进行有机合成。尽管如此, 有机合成从来都不是完全可预测的, 一个反应很可能产生与原计划不同的产物, 这有时会令人沮丧。很多结构复杂的天然产物到目前尚难以有机合成, 或者合成成本很高。值得庆幸的是, 目前越来越多的天然产物生物合成路径被揭示出来。当今, 合成生物学的发展为一些天然产物的工业化生产创造了条件。

合成生物学是一门旨在利用生物体中丰富的代谢功能, 开发具有新颖特性或应用价值的生物系统的学科。目前合成生物学常用的研究方法是将一个生物体作为“底盘” (chassis), 通过基因工程技术引入适当的分子装置, 从而赋予其新的功能^[51]。这些分子装置通常由基因编码, 旨在输入预设的特定信号时生成用户期望的输出, 从而扩展底盘作为工具或产品生成系统的功能。

合成生物学的兴起为信息化学物质的生产及应用提供了可持续发展的新途径。通过克隆植物、昆虫和微生物合成相关的基因, 并在其他生物如酵母或植物中表达, 可实现对信息化合物或其前体的生物合成^[52-60]。目前, 利用合成生物学方法对酵母和植物进行基因改造, 使它们能合成昆虫性信息素并用于害虫防治, 这已成为生产害虫性信息素的新途径^[58-60]。

2.1 昆虫性信息素的工程化生物合成

尽管昆虫性信息素的生物合成途径通常不存在于底盘生物中, 但可以利用底盘生物中某些常见的代谢途径, 通过工程化所需的步骤将代谢通量导向目标信息素化合物的生产。以棉铃虫等蛾类昆虫为例, 这类害虫的性信息素组分大多数是不饱和的脂肪醇、酸和醛类。目前, 在酵母和植物中均已实现对这类信息素或前体的生物工程化生产, 已成功实现具有生物活性的性信息素化合物的生物合成^[52-60]。

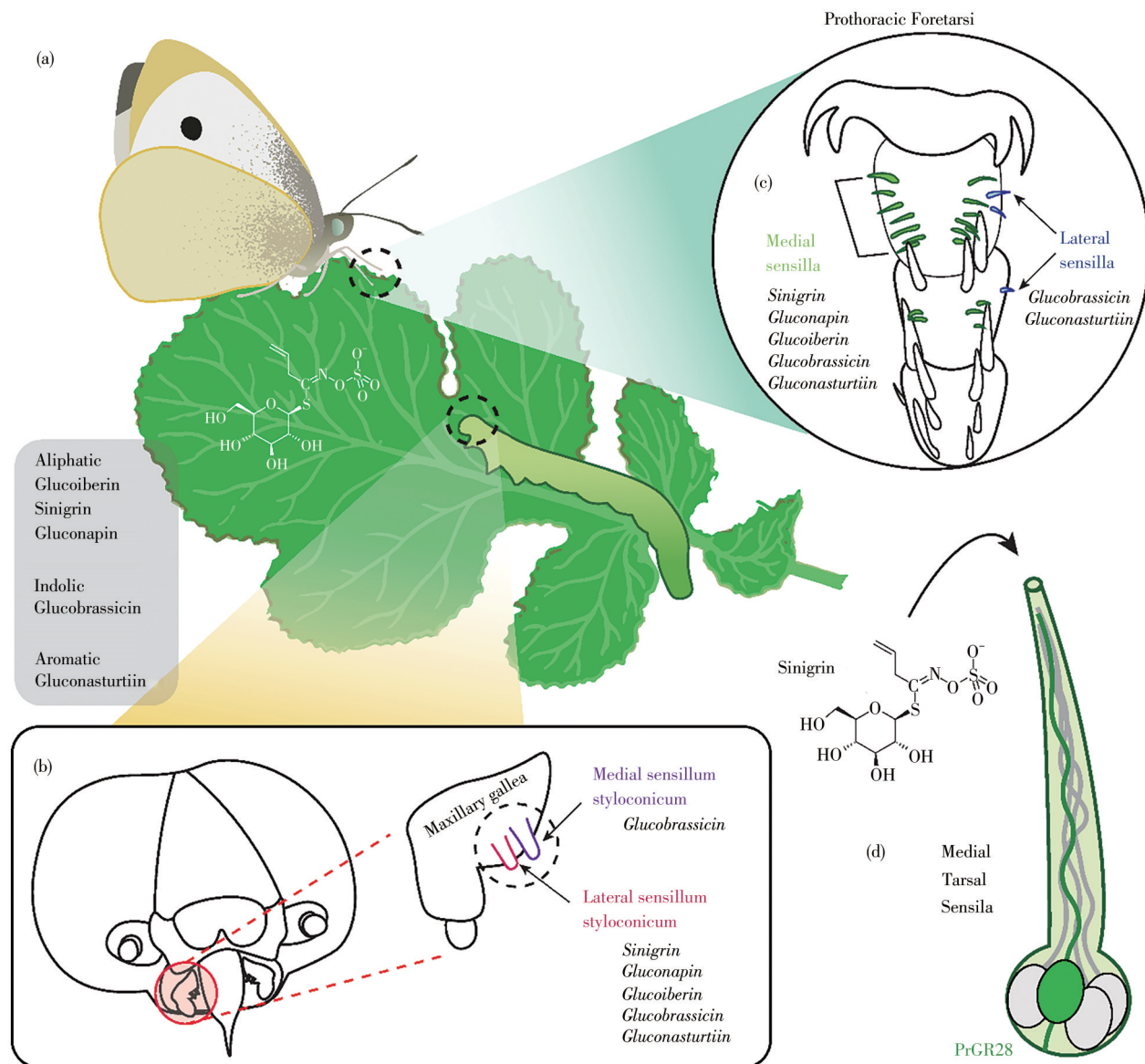


图3 菜粉蝶成虫和幼虫对寄主植物中芥子油苷的味觉感受机制^[45]

Figure 3 The gustatory perception of glucosinolates from hostplants in adults and larvae of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*^[45]

对于真菌生物生产平台,酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)是首选的测试对象。在2003年,Mote等首次在家蚕中鉴定脂肪酰基还原酶(fatty acyl reductase, FAR)基因,并在酿酒酵母中进行功能性表达,将转化的酵母细胞与性信息素前体(反,顺)-10,12-十六碳二烯酸((*E,Z*)-10,12-hexadecadienoic acid)共同培养时可生成家蚕性信息素蚕蛾醇,能够引发雄蛾的典型求偶行为^[61]。2013年,Hagström等通过在酿酒酵母中共表达蛾类的脂肪酸去饱和酶(fatty acid desaturase, FAD)和FAR,成功合成了蛾类信息素的组分顺11-十六碳烯醇(Z11-16:OH)^[54]。近期,通过在酿酒酵母中共表达两种具有不同功能的FAD、一种FAR和一种乙酰转移

酶(acetyltransferase, ATF),首次在酵母生产平台中实现了性信息素中双不饱和键的合成^[62]。在解脂耶氏酵母(*Yarrowia lipolytica*)中异源表达昆虫几种性信息素合成酶,成功生产出多种蛾类性信息素及其前体的醇和醛,该真菌底盘通过特定的基因工程改造以增强生物合成目标化合物能力,并将代谢通量引向目标化合物,最终获得高产量的蛾类性信息素,并在田间害虫控制试验中验证了其效果^[63]。在另一项研究中,解脂耶氏酵母表达不同昆虫的FAD、FAR基因以及11种不同生物来源的过氧化物酶体氧化酶以促进鳞翅目昆虫性信息素组分合成中的 β -氧化,这种底盘改良实现了多种中短链蛾类性信息素醇类组分的生产^[64-65]。基于酵母的生物工厂

旨在生产昆虫性信息素或其前体,然后进行提取或化学修饰,并制备成适用于田间诱捕器使用的形式。

植物生物工厂不仅能够采用类似酵母的方法生产信息素,还可直接从改造植物中释放信息素,从而充当“活体生物缓释器”,用于害虫综合治理策略。这一点已通过工程植物释放(*E*)- β -法尼烯(*E*- β -farnesene)得到验证,该化合物是蚜虫报警信息素。最初,科学家对模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)进行基因工程改造,使其释放该信息素^[53]。之后,对小麦进行基因改造使其释放(*E*)- β -法尼烯,在实验室进行的行为测试中,该基因工程改造小麦对三种麦蚜具有趋避的效果,但是田间试验效果不佳^[66]。

关于性信息素,植物代谢工程合成昆虫性信息素的里程碑是 Nešněrová 等在 2004 年的研究,通过基因工程改造烟草,从而生产用于合成蛾类性信息素的前体物质——顺 11-十六碳烯酸甲酯(Z11-16:Me)^[52]。在 2020 年,Xia 等通过基因工程在烟草属植物(*Nicotiana* spp.)中合成性信息素前体反 11-十四碳烯酸(*E*11-14:Acid)、顺 11-十四碳烯酸(Z11-14:Acid)、顺 11-十六碳烯酸(Z11-16:Acid)^[56]。研究人员用另一种底盘作物——油料作物亚麻荠(*Camelina sativa*),成功地在亚麻荠种子中富集了蛾类性信息素前体顺 11-十六碳烯酸,这些前体物质经过化学处理后被用于监测和干扰小菜蛾和棉铃虫的交配^[59]。Xia 等还通过改造植物生物合成途径,成功实现在亚麻荠中首次合成双不饱和性信息素前体物质反 8,反 10-十二碳二烯酸(*E*8,*E*10-12:Acid),经过化学处理后生成苹果蠹蛾(*Cydia pomonella*)的性信息素反 8,反 10-十二碳二烯醇(*E*8,*E*10-12:OH)可诱捕苹果蠹蛾雄蛾^[57]。在植物中直接合成活性性信息素的研究始于 Ding 等在 2014 年的开创性工作,他们在本氏烟草(*Nicotiana benthamiana*)中瞬时表达 4 个基因,编码连续的生物合成步骤,在植物中生产蛾类性信息素顺 11-十四碳乙酸酯(Z11-14:OAc)、反 11-十四碳乙酸酯(*E*11-14:OAc)和顺 11-十六碳乙酸酯(Z11-16:OAc),并且在诱捕雄性蛾类方面非常有效且特异,效果与传统有机合成信息素相当^[55]。近期,有研究人员组装了编码信息素生物合成途径的多基因 DNA 构建体,并将其稳定转化到本氏烟草中,使其生产两种鳞翅目昆虫性信息素顺 11-十六碳烯醇和顺 11-十六碳乙酸酯^[67]。在 2022 年,Xia 等通过对本氏烟草基因工程改造,共表达了 FAD 和 FAR 基因,成功地产生了顺 11-十六碳烯醇和顺 11-十六碳烯醛^[58]。

这些研究结果表明,生物工厂在合成性信息素及其前体物质方面具有很大的应用潜力,并突显了酵母和植物生物工厂作为害虫综合治理策略中挥发性化学物质生物合成工厂的前景。

2.2 植物他感素的合成生物学研究

在害虫防治研究中,昆虫与植物的相互作用是研究的核心内容,提高植物对昆虫的抗性一直是控制害虫的重要途径,而生物技术从根本上改变了传统作物抗虫品种的培育模式。1987 年,Hilder 等首次利用生物技术,把农杆菌介导的苏云金杆菌(*Bacillus thuringiensis*, Bt)内毒素基因 *CryIAc* 导入烟草,获得抗虫转基因烟草^[68]。接着,抗虫转 Bt 基因棉花的培育和推广应用,强有力地遏制了棉铃虫等害虫的暴发,产生了巨大的经济、生态和社会效应,以至于如今要在我国任何的棉花种植区找到非转 Bt 基因的棉花,变成一件非常困难的事情^[69]。这是基因工程的创举,在人类历史上具有里程碑式的意义,尽管目前转基因植物的安全性仍然是大众争论的一个热点问题。

合成生物学与基因工程一脉相承。合成生物学方法在代谢工程中的应用加速了生物制造的发展,展现了以极少或无化学废物的方式实现复杂分子大规模生产的潜力。信息化学物质中的他感素多是植物次生代谢产物,作为植物的重要防御因子很早就被人认识。同时,它们也是人类用药的重要来源。以“明星抗癌药”紫杉醇(paclitaxel)为例,天然的紫杉醇来源稀缺且单一,仅能从珍稀濒危裸子植物红豆杉(*Taxus mairei*)中提取。数千克红豆杉树皮中仅能提取 1 克左右的紫杉醇,而治疗 1 位卵巢癌患者至少需要几十克的紫杉醇。2024 年我国学者成功鉴定了紫杉醇生物合成途径的关键缺失酶,揭示了植物细胞催化氧杂环丁烷结构形成的全新机制,并通过 9 个酶在植物底盘中实现了紫杉醇前体巴卡亭Ⅲ的生物合成,为紫杉醇的大规模生产奠定了基础^[70]。用于抗虫的次生代谢产物生物合成的研究面临同样的机遇。有的茄属(*Solanum*)植物对叶蝉和马铃薯甲虫等昆虫具有抗性,其主要原因是他感素甾体糖苷生物碱(steroidal glycoalkaloids)和甾体皂苷(steroidal saponins)的存在。最近从龙葵(*Solanum nigrum*)中发现了一种调节从胆固醇前体合成这些天然产物的关键蛋白 GAME15,为针对这些害虫的防治对策奠定了基础,同时也为生产高质量的甾体分子用于医疗应用展示了新的前景^[71]。

然而,植物与昆虫经过长期的协同演化,有的专

食性的昆虫适应了植物的次生代谢产物,甚至对含有特定次生代谢物质的植物取食成瘾。人们餐桌上常见的蔬菜十字花科植物就是一个很好的例子。这类作物常年遭受小菜蛾、菜粉蝶、黄曲条跳甲(*Phyllotreta striolata*)等专食性害虫的猖獗为害,造成巨大的经济损失,其主要原因是植物体内某些芥子油苷及其水解产物能够作为取食这类植物昆虫选择寄主植物的信号物质,吸引并刺激害虫的产卵与取食行为。本团队在未来几年拟利用化学生态学方法深入研究芥子油苷在十字花科植物与害虫的关系中的作用,确定哪类芥子油苷及其水解产物是专食十字花科植物昆虫嗅觉和味觉识别的信号分子,通过合成生物学技术改进十字花科蔬菜中芥子油苷的生物合成路径,培育不感虫而含高抗癌活性分子的植物新品种。

3 分析与合成在生物学研究中的对立统一

生物学按照研究思路可划分为两个分支:其一是分析生物学,着重理解自然演化的生物是如何运作的;其二则是合成生物学,强调通过深思熟虑的设计来创造新的生命系统。前述两部分分别从分析和合成的思路探讨了信息化学物质与害虫防治的关系。分析的研究思路是生物学研究长期坚守的,而合成的研究思路则是新的、现代的。显然,二者从理念上看是对立的,但从历史的角度看又是统一的。

分析与合成的对立性首先表现在思考问题的方法上。解析生态系统内的生物信息化学物质是利用这些物质调控害虫的基础。在生态系统内,这些信号物质的作用剂量是很少的,但从人类利益的角度加以利用就需要规模化的生产,这就需要借鉴合成的思路。其次,分析的对象是自然选择的结果,是对“上帝”的“杰作”的剖析;而合成的过程加入了设计和创造的元素,后者使得不少生物学家信奉的杜布赞斯基(Theodosius Dobzhansky)名言“如果不从演化的角度分析问题,生物学的一切都没有意义(Nothing in biology makes sense except in the light of evolution)”变得苍白。但传统生物学家会认为合成生物学家在异想天开,或者认为合成生物学用人们仍然知之甚少的部分构建生物体,是一个高风险的、受利润驱动领域,这些担忧值得合成生物学家给予更多的关注。

分析与合成的统一性,就好比认识世界和改造世界的关系一样。事实上,在生物学领域,新的科学认知、先进的技术和方法无不是从分析与合成的思

路研究而来。农业是最早应用这些生物学原理的领域之一。在史前时代,人类一代接一代地对动植物进行选择性的繁殖,导致动植物的产量和品质不断提高。达尔文正是从这种人工选择的结果理解了自然选择在所有生命进化中的重要性。在过去的几十年里,对家养动物和农作物基因组的认知和基因重组技术的发展使生物学家能够开发出具有丰产、高质、抗病虫的动物、作物新品种和品系,进化理论的应用使昆虫学家设计出更合理使用杀虫剂的策略,以最大限度地减少害虫抗性的进化。合成生物学是在遵循自然规律的前提下对生物的某些特性进行修饰和改造,甚至创造新的生命系统,是真正跨学科的研究。它不仅可测试我们目前对世界的理解而成为发现新科学的强大力量,还可激励新工具和流程的开发,从而加快工程师的设计、构建、测试周期。与此同时,开发具有新功能的生命系统和生物体的能力也可能被恶意利用,因此应特别严谨和慎重,需要制订完备的法规。

在合成生物学时代,利用信息化学物质改进害虫综合治理是很有前景的。从第一个信息素被鉴定到现在已经有65年,但在田间应用于农业害虫监测和防治的产品仍限于那些能够以低成本化学合成的产品。合成生物学和代谢工程的最新进展正在迅速扩大可规模化生产的复杂分子的多样性,为信息化学物质的批量生产提供了新的机会。不过,就像植物抗虫基因工程最后在转苏云金杆菌内毒素基因上取得成功一样,合成生物学的兴起和发展也是一个大浪淘沙的过程。在工作变得容易之前,我们还有很多东西要学习,还有很长的路要走。只有利用人类的智慧不断试错,我们才会不蹈“寂静的春天”的覆辙,才有可能迎来“蜂飞鸟语的春天”。

参考文献:

- [1] MATHEWS G A. A History of Pesticides[M]. Wallingford, Oxfordshire, UK: CABI, 2018.
- [2] TOMIZAWA M, CASIDA J E. Neonicotinoid insecticide toxicology: mechanisms of selective action[J]. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 2005, 45(1): 247-268. DOI: 10.1146/annurev.pharmtox.45.120403.095930.
- [3] CARSON R. Silent Spring[M]. Boston: Houghton Mifflin, 1962.
- [4] FLINT M L, VAN DEN BOSCH R. Introduction to Integrated Pest Management[M]. New York: Prentice Hall Press, 1981.

- [5] 中国科学院动物研究所. 中国主要害虫综合防治[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 1-21.
- [6] LIU S S, DE BARRO P J, XU J, *et al.* Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly[J]. *Science*, 2007, 318(5857): 1769-1772. DOI: 10.1126/science.1149887.
- [7] 王琛柱, 闫凤鸣. 信息化学物质及其在害虫防治中的应用[J]. 应用昆虫学报, 2023, 60(02): 313-314. DOI: 10.7679/j.issn.2095-1353.2023.034.
- [8] NORDLUND D A, LEWIS W. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1976, 2(2): 211-220. DOI: 10.1007/BF00987744.
- [9] DICKE M, SABELIS M W. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? [J]. *Functional Ecology*, 1988, 2(2): 131-139. DOI: 10.2307/2389687.
- [10] KARLSON P, LÜSCHER M. 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances[J]. *Nature*, 1959, 183(4653): 55-56. DOI: 10.1038/183055a0.
- [11] WYATT T D. Pheromones and signature mixtures: defining species-wide signals and variable cues for identity in both invertebrates and vertebrates[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2010, 196(10): 685-700. DOI: 10.1007/s00359-010-0564-y.
- [12] BUTENANDT A, BECKMANN R, STAMM D, *et al.* Über den sexual-lockstoff des seidenspinners *Bombyx mori*[J]. *Reindarstellung und Konstitution Z Naturforsch*, 1959, 14: 283-284. DOI: 10.1515/znbn-1959-0417.
- [13] PEARCE S L, CLARKE D F, EAST P D, *et al.* Genomic innovations, transcriptional plasticity and gene loss underlying the evolution and divergence of two highly polyphagous and invasive *Helicoverpa* pest species[J]. *BMC Biology*, 2017, 15(1): 1-30. DOI: 10.1186/s12915-017-0402-6.
- [14] FITT G P. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems[J]. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34: 17-52. DOI: 10.1146/annurev.en.34.010189.000313.
- [15] MING Q L, YAN Y H, WANG C Z. Mechanisms of premating isolation between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(2): 170-178. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2006.11.007.
- [16] WANG H L, MING Q L, ZHAO C H, *et al.* Genetic basis of sex pheromone blend difference between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2008, 54(5): 813-817. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2008.02.011.
- [17] 王琛柱, 董钧锋. 棉铃虫和烟青虫的种间杂交[J]. 科学通报, 2000, (20): 2209-2212.
- [18] ZHAO X C, DONG J F, TANG Q B, *et al.* Hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae): development and morphological characterization of F1 hybrids[J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2005, 95(5): 409-416. DOI: 10.1079/ber2005372.
- [19] WANG C. Interpretation of the biological species concept from interspecific hybridization of two *Helicoverpa* species[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(2): 284-286. DOI: 10.1007/s11434-007-0029-z.
- [20] WANG H L, ZHAO C H, WANG C Z. 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. DOI: 10.1016/j.ibmb.2005.01.018.
- [21] LI R T, NING C, HUANG L Q, *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: 90-100. DOI: 10.1016/j.ibmb.2017.09.016.
- [22] WU H, HOU C, HUANG L Q, *et al.* Peripheral coding of sex pheromone blends with reverse ratios in two *Helicoverpa* species[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(7): e70078. DOI: 10.1371/journal.pone.0070078.
- [23] XU M, GUO H, HOU C, *et al.* Olfactory perception and behavioral effects of sex pheromone gland components in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 22998. DOI: 10.1038/srep22998.
- [24] JIANG X J, GUO H, DI C, *et al.* Sequence similarity and functional comparisons of pheromone receptor orthologs in two closely related *Helicoverpa* species[J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 48: 63-74. DOI: 10.1016/j.ibmb.2014.02.010.
- [25] 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[J]. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2015, 9: 206. DOI: 10.3389/fnbeh.2015.00206.

- [26] YANG K, HUANG L Q, NING C, *et al.* Two single-point mutations shift the ligand selectivity of a pheromone receptor between two closely related moth species[J]. *eLife*, 2017, 6: e29100. DOI: 10.7554/eLife.29100.
- [27] KING J R, CHRISTENSEN T A, HILDEBRAND J G. Response characteristics of an identified, sexually dimorphic olfactory glomerulus[J]. *Journal of Neuroscience*, 2000, 20(6): 2391-2399. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.20-06-02391.2000.
- [28] REISENMAN C E, CHRISTENSEN T A, FRANCKE W, *et al.* Enantioselectivity of projection neurons innervating identified olfactory glomeruli [J]. *Journal of Neuroscience*, 2004, 24(11): 2602-2611. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5192-03.2004.
- [29] JIANG N J, MO B T, GUO H, *et al.* Revisiting the sex pheromone of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, a new invasive pest in South China[J]. *Insect Science*, 2022, 29(3): 865-878. DOI: 10.1111/1744-7917.12956.
- [30] 姜玉英, 杨现明, 刘杰. 四种草地贪夜蛾性诱产品诱集效果评价[J]. *应用昆虫学报*, 2023, 60(4): 1181-1186. DOI: 10.7679/j.issn.2095-1353.2023.112.
- [31] GUO H, WANG C Z. The ethological significance and olfactory detection of herbivore-induced plant volatiles in interactions of plants, herbivorous insects, and parasitoids [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2019, 13(2): 161-179. DOI: 10.1007/s11829-019-09672-5.
- [32] 王琛柱. 寄主大小与棉铃虫齿唇姬蜂产卵和发育的关系[J]. *中国生物防治*, 2001, 17(3): 107-111. DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2001.03.003.
- [33] YAN Z, YAN Y, WANG C. Attractiveness of tobacco volatiles induced by *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* to *Campoletis chloridae*[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50: 1334-1341. DOI: 10.1360/982005-388.
- [34] SUN Y L, DONG J F, NING C, *et al.* An odorant receptor mediates the attractiveness of cis-jasmone to *Campoletis chloridae*, the endoparasitoid of *Helicoverpa armigera*[J]. *Insect Molecular Biology*, 2019, 28(1): 23-34. DOI: 10.1111/imb.12523.
- [35] GUO H, MO B T, LI G C, *et al.* Sex pheromone communication in an insect parasitoid, *Campoletis chloridae* Uchida [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(49): e2215442119. DOI: 10.1073/pnas.2215442119.
- [36] 王琛柱. 棉花次生性物质对棉铃虫的抗性机理及其对天敌昆虫的影响[D]. 北京:北京农业大学, 1991.
- [37] VERSCHAFFELT E. The cause determining the selection of food in some herbivorous insects[J]. *Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen Proceedings*, 1910, 13: 536-542.
- [38] KUSHAD M M, BROWN A F, KURILICH A C, *et al.* Variation of glucosinolates in vegetable crops of *Brassica oleracea*[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999, 47(4): 1541-1548. DOI: 10.1021/jf980985s.
- [39] ŠAMEC D, PAVLOVIĆ I, SALOPEK-SONDI B. White cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* f. *alba*): botanical, phytochemical and pharmacological overview[J]. *Phytochemistry Reviews*, 2017, 16(1): 117-135. DOI: 10.1007/s11101-016-9454-4.
- [40] BROWN P D, TOKUHISA J G, REICHEL T M, *et al.* Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Phytochemistry*, 2003, 62(3): 471-481. DOI: 10.1016/s0031-9422(02)00549-6.
- [41] PADILLA G, CARTEA M E, VELASCO P, *et al.* Variation of glucosinolates in vegetable crops of *Brassica rapa*[J]. *Phytochemistry*, 2007, 68(4): 536-545. DOI: 10.1016/j.phytochem.2006.11.017.
- [42] YI G E, ROBIN A H K, YANG K, *et al.* Identification and expression analysis of glucosinolate biosynthetic genes and estimation of glucosinolate contents in edible organs of *Brassica oleracea* subspecies[J]. *Molecules*, 2015, 20(7): 13089-13111. DOI: 10.3390/molecules200713089.
- [43] SMALLEGANGE R, VAN LOON J, BLATT S, *et al.* Flower vs. leaf feeding by *Pieris brassicae*: glucosinolate-rich flower tissues are preferred and sustain higher growth rate[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33(10): 1831-1844. DOI: 10.1007/s10886-007-9350-x.
- [44] YANG J, GUO H, JIANG N J, *et al.* Identification of a gustatory receptor tuned to sinigrin in the cabbage butterfly *Pieris rapae*[J]. *PLoS Genetics*, 2021, 17(7): e1009527. DOI: 10.1371/journal.pgen.1009527.
- [45] WHITEMAN N K, PELÁEZ J N. Taste-testing tarsi: Gustatory receptors for glucosinolates in cabbage butterflies[J]. *PLoS Genetics*, 2021, 17(7): e1009616. DOI: 10.1371/journal.pgen.1009616.
- [46] WINDE I, WITTSTOCK U. Insect herbivore counteradaptations to the plant glucosinolate-myrosinase system[J]. *Phytochemistry*, 2011, 72(13): 1566-1575. DOI: 10.1016/j.phytochem.2011.01.016.
- [47] HEIDEL-FISCHER H M, KIRSCH R, REICHEL T

- M, *et al.* An insect counteradaptation against host plant defenses evolved through concerted neofunctionalization[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2019, 36(5): 930-941. DOI: 10.1093/molbev/msz019.
- [48] RENWICK J A A, HARIBAL M, GOINGUENÉ S, *et al.* Isothiocyanates stimulating oviposition by the diamondback moth, *Plutella xylostella* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(4): 755-766. DOI: 10.1007/s10886-006-9036-9.
- [49] SUN J Y, SØNDERBY I E, HALKIER B A, *et al.* Non-volatile intact indole glucosinolates are host recognition cues for ovipositing *Plutella xylostella* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35(12): 1427-1436. DOI: 10.1007/s10886-009-9723-4.
- [50] LIU X L, ZHANG J, YAN Q, *et al.* The molecular basis of host selection in a crucifer-specialized moth[J]. *Current Biology*, 2020, 30(22): 4476-4482. DOI: 10.1016/j.cub.2020.08.047.
- [51] ROBERTS M, CRANENBURGH R, STEVENS M, *et al.* Synthetic biology: biology by design[J]. *Microbiology*, 2013, 159(Pt 7): 1219-1220. DOI: 10.1099/mic.0.069724-0.
- [52] NEŠNĚROVÁ P, ŠEBEK P, MACEK T, *et al.* First semi-synthetic preparation of sex pheromones[J]. *Green Chemistry*, 2004, 6(7): 305-307. DOI: 10.1039/B406814A.
- [53] BEALE M H, BIRKETT M A, BRUCE T J, *et al.* Aphid alarm pheromone produced by transgenic plants affects aphid and parasitoid behavior[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(27): 10509-10513. DOI: 10.1073/pnas.0603998103.
- [54] HAGSTRÖM Å K, WANG H L, LIÉNARD M A, *et al.* A moth pheromone brewery: production of (Z)-11-hexadecenol by heterologous co-expression of two biosynthetic genes from a noctuid moth in a yeast cell factory[J]. *Microbial Cell Factories*, 2013, 12(125): 1-11. DOI: 10.1186/1475-2859-12-125.
- [55] DING B J, HOFVANDER P, WANG H L, *et al.* A plant factory for moth pheromone production[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 3353. DOI: 10.1038/ncomms4353.
- [56] XIA Y H, DING B J, WANG H L, *et al.* Production of moth sex pheromone precursors in *Nicotiana* spp.: a worthwhile new approach to pest control[J]. *Journal of Pest Science*, 2020, 93: 1333-1346. DOI: 10.1007/s10340-020-01250-6.
- [57] XIA Y H, WANG H L, DING B J, *et al.* Green chemistry production of codlemone, the sex pheromone of the codling moth (*Cydia pomonella*), by metabolic engineering of the oilseed crop camelina (*Camelina sativa*) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2021, 47(12): 950-967. DOI: 10.1007/s10886-021-01316-4.
- [58] XIA Y H, DING B J, DONG S L, *et al.* Release of moth pheromone compounds from *Nicotiana benthamiana* upon transient expression of heterologous biosynthetic genes[J]. *BMC Biology*, 2022, 20(1): 80. DOI: 10.1186/s12915-022-01281-8.
- [59] WANG H L, DING B J, DAI J Q, *et al.* Insect pest management with sex pheromone precursors from engineered oilseed plants[J]. *Nature Sustainability*, 2022, 5(11): 981-990. DOI: 10.1038/s41893-022-00949-x.
- [60] MATEOS FERNÁNDEZ R, PETEK M, GERASYMENKO I, *et al.* Insect pest management in the age of synthetic biology[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(1): 25-36. DOI: 10.1111/pbi.13685.
- [61] MOTO K I, YOSHIGA T, YAMAMOTO M, *et al.* Pheromone gland-specific fatty-acyl reductase of the silkworm, *Bombyx mori* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(16): 9156-9161. DOI: 10.1073/pnas.1531993100.
- [62] DING B J, WANG H L, AL-SALEH M A, *et al.* Bioproduction of (Z, E)-9, 12-tetradecadienyl acetate (ZETA), the major pheromone component of *Plodia*, *Ephestia*, and *Spodoptera* species in yeast [J]. *Pest Management Science*, 2022, 78(3): 1048-1059. DOI: 10.1002/ps.6716.
- [63] HOLKENBRINK C, DING B J, WANG H L, *et al.* Production of moth sex pheromones for pest control by yeast fermentation[J]. *Metabolic Engineering*, 2020, 62: 312-321. DOI: 10.1016/j.ymben.2020.10.001.
- [64] ALLISON J D, CARDE R T. Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior and Application [M]. Berkeley: University of California Press, 2016: 43-82.
- [65] PETKEVICIUS K, WENNING L, KILDEGAARD K R, *et al.* Biosynthesis of insect sex pheromone precursors via engineered β -oxidation in yeast[J]. *FEMS Yeast Research*, 2022, 22(1): 1-9. DOI: 10.1093/femsyr/foac041.
- [66] BRUCE T J, ARADOTTIR G I, SMART L E, *et al.* The first crop plant genetically engineered to release an insect pheromone for defence [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 11183. DOI: 10.1038/srep11183.
- [67] MATEOS FERNÁNDEZ R, MORENO GIMENEZ E, GIANOGGIO S, *et al.* Production of volatile moth

- sex pheromones in transgenic *Nicotiana benthamiana* plants[J]. *Biodesign Research*, 2021, 2021: 9891082. DOI: 10.34133/2021/9891082.
- [68] HILDER V A, GATEHOUSE A M, SHEERMAN S E, *et al.* A novel mechanism of insect resistance engineered into tobacco[J]. *Nature*, 1987, 330: 160-163. DOI: 10.1038/330160a0.
- [69] 王琛柱, 娄永根. 植物与昆虫的相互作用[M]. 北京: 科学出版社, 2023: 3-57.
- [70] JIANG B, GAO L, WANG H, *et al.* Characterization and heterologous reconstitution of *Taxus* biosynthetic enzymes leading to baccatin III [J]. *Science*, 2024, 383(6681): 622-629. DOI: 10.1126/science.adj3484.
- [71] BOCCIA M, KESSLER D, SEIBT W, *et al.* A scaffold protein manages the biosynthesis of steroidal defense metabolites in plants [J]. *Science*, 2024, 386(6728): 1366-1372. DOI: 10.1126/science.ado3409.



王琛柱,男,博士,教授,博士生导师。国家杰出青年科学基金获得者;兼任中国昆虫学会副理事长; *Pest Management Science*, *Arthropod-Plant Interactions*, *Frontiers in Physiology*, 《应用昆虫学报》的副主编, *Journal of Comparative Physiology A* 顾问委员, *BMC Ecology and Evolution*, *Insect Science*, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 《昆虫学报》《植物保护学报》的编委;目前主要从事植物次生代谢物与昆虫的相互作用和昆虫信息素通信的研究;先后主持国家自然科学基金重点项目4项、面上和青年基金项目10项;在 *PNAS*, *eLife*, 《昆虫学报》《植物保护学报》等国内外学术期刊发表论文180余篇(其中SCI收录100余篇),翻译《昆虫》(中国友谊出版公司,2002),主编《植物与昆虫的相互作用》(科学出版社,2023)。Email: chenzhuwang@sxu.edu.cn

(责任编辑:郭一鸣)