昆虫化学通讯之谜*

刘一博[1**] 刘俊峰[1,2] 马 烨[1] 曾志将[1] 何旭江[1***]

（1. 江西农业大学蜜蜂研究所，南昌 330045；2. 中国热带农业科学院环境与植物保护所，海口 571101）

摘 要 化学信息素是昆虫相互交流的重要媒介，在行为调控、社会管理、交尾及发育调控等方面起着重要作用。昆虫信息素的种类繁多，可精确传递各类交流信息，从而保证个体与群体的正常繁衍。那么数百万种昆虫是如何实现化学信息素的多样性，如何精确传达交流信息而互不干扰？正鉴于此，本文详细介绍了昆虫信息素的化学结构、多元组合、功能及生物合成等多样性，并介绍了昆虫嗅觉相关蛋白多样性及其识别机制。

关键词 昆虫；信息素；多样性；嗅觉相关蛋白；信息素识别

The diversity and specificity of insect pheromones

LIU Yi-Bo[1**] LIU Jun-Feng[1,2] MA Ye[1] ZENG Zhi-Jiang[1] HE Xu-Jiang[1***]

(1. Honeybee Research Institute, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China;
2. Enviroment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China)

Abstract Insect pheromones are a vital medium for communication and play an important role in behavior, social interactions, mating and development. There are numerous insect pheromones which transmit all kinds of information accurately, thereby enhancing the survival and reproduction of individual insects and colonies. However, how can millions of insect species produce such a diversity of pheromones? How can they communicate accurately and avoid interference from the pheromones of other species? This paper reviews the diversity of pheromone chemical structures, pheromone combinations, their biological functions and biosynthesis pathways. The diversity of odor-related proteins and the mechanism of pheromone recognition are also discussed.

Key words insects; pheromones; diversity; odor-related proteins; pheromone recognition

昆虫是地球上种类最多的动物类群，目前发现有超过 100 万种。昆虫的交流方式多样，常见的如发声、发萤光和散发化学信息素等（杨红珍，2005）。化学信息素是一类由昆虫腺体合成分泌的具有芳香或特殊气味的挥发性化学物质。它是昆虫信息交流最重要的媒介之一，在取食、交尾、导航定向、聚集、报警、防御、社会分工和管理方面均发挥着重要作用（杜家纬，1988）。自从在蚕蛾 *Bombyx mori* 确定了第一个信息素，距今已有 70 余年（Butenandt *et al.*，1959；Stökl and Steiger，2017；Engl and Kaltenpoth，2018）。在群居昆虫中，信息素是种群正常繁衍和建立社会等级制度的关键（Fleischer and Krieger，2018）。

然而，数以百万计的昆虫如何实现信息素的多样性？如何保证其信息素向同类传递精确的信息而不会被其他物种误导或干扰？如何利用信息素区别不同种类的昆虫，而实现种群内信息进行有效传递呢？

大量研究表明昆虫都有特殊的方法来进行同种间相互交流，防止与其他物种相冲突。例如，

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（31702193）；江西省自然科学基金（20171BAB214018）；江西省重点研发项目（20181BBF60019）

**第一作者 First author，E-mail：adolfbee@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：hexujiang3@163.com

收稿日期 Received：2019-08-02；接受日期 Accepted：2019-12-31

昆虫会根据生存与繁衍的需要，演化出各种各样的信息素及组合，以传递不同的信息（Fleischer and Krieger，2018）。一般情况下，昆虫通过三个方面来实现这一精确的化学语言系统：第一，信息素的化学结构复杂多样。这些结构差异的挥发性物质可产生不同气味，可与特异性的昆虫嗅觉蛋白结合。昆虫利用特定的性信息素成分实现种内信息交流，性信息素成分异构体的细微差异都能导致其生物活性的很大改变。如蜜蜂蜂王性信息素 9-氧代-2-癸烯酸（9-ODA）与雄蜂触角嗅觉蛋白 OR11 之间具有高度的匹配专一性（Wanner *et al.*，2007）。第二，多种信息素可进行组合，以传递不同的信息。例如，多数昆虫的性信息素往往是组合信息素，而非单一信息素（Cooperators，1975；杜家纬，1988）。第三，通过对信息素的释放量及释放时空进行控制，以达到与其他昆虫隔离的目的。例如，地黄老虎蛾 *Agrotis segetum* 的性信息素的释放量是粉纹夜蛾 *Plusia ni* 的千分之一，从而防止雄蛾交尾干扰（杜家纬，1988）。与此同时，昆虫的嗅觉蛋白也十分丰富，可专一性地结合信息素成分，也可以利用一种嗅觉蛋白感知多种信息素，为感知和鉴别信息素及准确获取信息素传递的信息提供了基础。因此，本文以蛾类和蜜蜂等昆虫信息素研究进展为基础，针对昆虫化学信息素及嗅觉蛋白多样性等方面进行综述。

1 昆虫信息素多样性及其功能

1.1 信息素化学结构多样性

昆虫的信息素种类非常多，目前已经鉴定的昆虫信息素超过 3 000 种（Borrero-Echeverry *et al.*，2018）。其化学成分主要为短碳链和长碳链脂、醛、醇、烃、羧酸和萜烯类等化合物（刘孟英，1994）。不同的官能团，在昆虫嗅觉感受上会产生较大的差异，从而实现种间信息传递的专一性和有效性。例如，蛾类的性信息素主要成分为有机醇类化合物和醛类化合物，如蚕蛾醇(10E,12Z)-16:OH（Butenandt，1963），苯甲醛（刘磊等，2018）；蜜蜂等蜂类的性信息素主要成分则为有机酸类化合物，如 9-ODA（Barbier and Lederer，1960）；而棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的性信息素主要成分为醛类化合物，如(Z)-ll-十六烯醛和(Z)-9-十六烯醛（Nesbitt *et al.*，1979）。这种主要官能团的差异是昆虫信息素多样性的主要形式之一。

另外，具有相同官能团的信息素，也可通过碳链的长短、碳链异构或者增加双键来进行区分。苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 雌性信息素主要成分为含 2 个双键的 12 碳直链醇（Yang *et al.*，2016），而小菜蛾 *Plutella xylostella* 雌性性信息素主要成分含 1 个双键的 16 碳直链醇（张开心等，2016）。这种延长碳链或增加双键的方式也是昆虫增加信息素多样性的主要方法。蜜蜂幼虫信息素含甲基棕榈酸脂、甲基油酸脂、甲基亚油酸脂和甲基亚油酸脂等 10 种成分，这些信息素在碳链长度和官能团上均相同，但在双键数量和位置上存在区别，从而形成不同的信息素，实现不同的生物学功能（Conte *et al.*，1990）。另外，昆虫还利用长碳链异构化或者形成环氧结构来增加信息素的多样性。如烟草甲 *Lasilderma serricorne* 性信息素的一种主要成分 2,6-二乙基-3,5-二甲基-3,4-二氢吡喃，它也是另一种主要成分 4,6-二甲基-7-羟基-3-壬酮的异构体（Levinson *et al.*，1981）。又如蛾类特别是尺蛾科（Lepidoptera: Geometridae）、毒蛾科（Lepidoptera: Lymantridae）及灯蛾科（Lepidoptera: Arctiidae）性信息素成分常在长链烯烃的基础上形成环氧结构以增加信息素多样性。桑尺蠖蛾 *Hemerophila atrilineata* 和日本大造桥虫 *Ascotis selenaria cretacea* 性信息素主要成分即为环氧十八碳烯类和环氧十九碳烯类（Tan *et al*，1996；Ando *et al.*，1997）；美国白蛾 *Hyphantria cunea* 的性信息素是含有环氧结构的 Z3,Z6,epo9-21:H（唐睿和张钟宁，2014）。

有些昆虫信息素中，不止含有一个官能团，可同时具有 2 个或 2 个以上官能团。这种多官能团的组合，也可实现信息素多样性，并且在昆虫中较为常见。例如，蜜蜂蜂王 4 种主要的上颚腺信息素 9-ODA、顺-9-羟基-2-癸烯酸（9-HDA）、反-9-羟基-2-癸烯酸（9-HDA）、对羟基苯甲酸甲酯（HOB）、4-羟基-3-甲氧苯基乙醇（HVA）均是含有 2 个或 2 个以上官能团的化合物（Slessor

et al.，1988）。

因此，昆虫利用上述几种常见的方法及其他一些我们不甚了解的方式形成多达数千种不同的信息素化学结构，实现物种之间信息交流的专一性。

1.2 多元信息素组合多样化

在单一信息素组分无法实现信息交流专一性或者传递不同信息时，昆虫采用多元信息素组合来实现信息专一性传导。即采用 2 种或 2 种以上信息素按一定比例形成特殊信息素系统，以区别其他昆虫的信息素。即使两种昆虫含有相同的信息素成分，也可通过不同比例进行区别。例如，果树卷叶蛾 *Archips argyrospilu* 信息素含有顺式-11-十四碳烯醇乙酸酯、反式-11-十四碳烯醇乙酸酯、顺式-9-十四碳烯醇乙酸酯和十二碳醇乙酸酯，其比例为 60∶40∶4∶200，而卷叶蛾 *Archips mortuanus* 同样含有前 3 种性信息素成分，但其比例为 90∶10∶1（杜家纬，1988），从而实现了种间信息素交流的差异性。欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 有两种截然不同但分布广泛的同域信息素类型，分别为 *E*-strain 和 *F*-strain。*E*-strain 产生的(E)-11-十四碳醋酸盐和(Z)-11-十四碳醋酸盐的比例为 97∶3，而 *F*-strain 的比例为 1∶99（Cooperators，1975）。亲缘较近的昆虫往往会存在共有化合物作为信息素，为了实现物种间的特异性，昆虫通过产生特有化合物或以化合物组合方式来增强各自信息素混合物的吸引力或物种特异性。玉米夜 *Helicoverpa zea*、烟芽夜蛾 *Helicoverpa virescens* 和美洲棉铃虫 *Helicoverpa subflexa* 都共同拥有(Z)-11-十六烯醛作为其性信息素组分，为了防止种间干扰，玉米夜蛾、美洲棉铃虫、烟芽夜蛾会分别额外产生(Z)-9-十六烯醛、(Z)-9-十六烯醛和(Z)-11-十六稀-1-醇、产生(Z)-9-十四碳烯醛，以增强各自信息素混合物的吸引力或物种特异性（Vetter and Baker，1983，1984；Vickers，2002）。

1.3 单一信息素生物功能的多样性

昆虫信息素需要承担的生物功能十分繁杂，这意味着昆虫的基因可能无法支持编码出足够的蛋白，指导产生足量的单一信息素或信息素组合来与生物功能一一对应。因此，昆虫的单一信息素存在承担多生物功能的效用。这在社会性昆虫中尤其明显。例如，二庚酮作为蜜蜂的弱报警信息素，守卫蜂会将二庚酮涂抹在入侵的胡蜂和蚂蚁等身上引起其他蜜蜂的攻击行为；同时，当采集蜂在造访花朵后，蜜蜂也会留下二庚酮作为指示剂，短时间内抑制其他蜜蜂的造访（Vallet *et al.*，1991）。蜜蜂蜂王通过分泌的(E)-*β*-Ocimene 可以用于限制工蜂的卵巢发育，维持蜂王作为蜂群内唯一生产的个体（Maisonnasse *et al.*，2009）；然而，蜜蜂幼虫同样也分泌(E)-*β*-Ocimene 作为祈求食物的信号。蜂王上颚腺信息素 9-ODA 在蜂群内可对蜂群进行管理，抑制工蜂的卵巢发育，而在空中可作为性信息素吸引雄蜂（Slessor *et al.*，1988；Wanner *et al.*，2007）。十二碳二烯醇（(Z,Z)-dodeca-3,6-dien-1-ol）在浓度极低（临界阈值 0.1 pg/cm）的情况下对巴基斯坦钩白蚁 *Termitidae macrotermitinae* 的工蚁起标记追踪作用；在低浓度（1-10 pg/cm）时，对雄蚁起追踪作用，而在浓度较高（约 1 ng）时，起性吸引作用（Robert *et al.*，2004）。这些例子很好地揭示了昆虫在信息素交流方面的多样性和复杂性。

1.4 信息素释放空间和时间的差异多样性

昆虫可利用地球广阔的空间，实现物种隔离，其释放的信息素互不干扰。例如西方蜜蜂 *Apis mellifera* 分布在欧洲、北非和西亚地区，而东方蜜蜂 *Apis cerana* 分布在北亚、中亚和东南亚地区（曾志将，2017）。两者信息素成分十分接近，但因空间隔离而不会进行相互干扰。后因人为的引种导致两种蜜蜂在同一区域内分布，在婚飞交尾中才出现了严重的相互干扰现象（李位三等，2006）。

昆虫还可以对信息素释放的时间进行控制，防止种间干扰。同一信息素在不同的时间释放，可能会引起受体昆虫的不同反应。如二庚酮作为蜜蜂的弱报警激素，在不同的季节对守卫蜂会产生截然相反的吸引与排斥作用（Maisonnasse *et al.*，2009）。Gries 等（2001）发现在日本本州岛和捷克波西米亚雌性模毒蛾 *Lymantria*

monacha 的性信息素对雄性的吸引时间分别为 2:00-5:00 和 18:00-24:00。Koeniger 和 Koeniger（2018）通过长期的研究发现，印度尼西亚地区的 5 种蜜蜂在不同时间释放性信息素，从而保证种内信息交流通畅，顺利交尾，以防其他蜂类进行干扰。这种利用时空上的差异来实现信息素有效传递又丰富了昆虫信息交流的方式。

2 昆虫信息素的生物合成途径多样性

昆虫信息素多样性如此丰富，其合成途径也同样复杂多样。在昆虫中，大多数信息素是由脂肪酸、类异戊二烯和乙酰辅酶 A 从头合成的（Tillman *et al.*，1999；Blomquist and Vogt，2003；Spikes *et al.*，2010；He *et al.*，2016）。信息素生物合成的途径与正常的新陈代谢途径相连，通过改变代谢途径来合成信息素化合物。而一部分酶也通过改变自身来调节信息素的生物合成过程（Jurenka，2004）。其中，长链脂肪酸的合成主要是通过脂肪酸合成酶和乙酰辅酶 A 羧化酶（这在所有产生常见脂肪酸的生物体中类似），催化产生棕榈酸和硬脂酸。除十六碳脂肪酸与十八碳脂肪酸外，昆虫还需要合成一些较短链的脂肪酸来实现信息素的多样性。短链脂肪酸的合成主要是通过两种方式来完成的。一是通过硫酯水解酶与脂肪酸合成酶相互作用，形成长度较短的脂肪酸。如，豌豆长管蚜 *Acyrthosiphon pisum* 合成 14 碳的脂肪酸（豆蔻酸），由一个乙酰辅酶 A 从 6 倍的丙二酰辅酶 A 中分离出自由脂肪酸用于合成豆蔻酸。当硫酯水解酶不存在时，硬脂酸则作为脂肪酸的主要产物（Ryan *et al.*，1982）。二是通过长链脂肪酸的缩链反应完成，并且昆虫的脂肪酸链缩短途径与脊椎动物相似。参与反应的酶是位于过氧化物酶体中的参与部分 β 氧化途径的酶。酰基辅酶 A 氧化酶和 3-二乙酰基辅酶 A 硫解酶，作为反应的关键酶，通过协同作用去除一个乙酰基来缩短酰基辅酶 A 链的链长（Jurenka，2004）。

不饱和烃类可由脱氢酶和缩链酶催化得到，脱氢酶可催化饱和烃和单一不饱和烃，可催化饱和脂肪底物的酶主要有 Δ5（Foster and Roelofs，1996）、Δ9（Martinez *et al.*，1990）、Δ10（Foster and Roelofs，1988）、Δ11（Bjostad and Roelofs，1983）与 Δ14（Zhao *et al.*，1990）。脱氢酶与缩链酶一起可以形成各种形式的双键结构，从而形成不饱和脂类信息素。

官能团的出现在实现信息素化合物的多样性中也起到了至关重要的作用。当一个长链信息素中间体拥有合适的双键时，就可以被打开，并结合上一个官能团。许多氧合的信息素拥有乙酸脂官能团、乙醇脂官能团和醛基。合成该类信息素需要将含脂酰的前体水解成乙醇小分子。这个过程通常需要脂肪酸还原酶与醛糖还原酶催化（Morse and Meighen，1987）。

信息素的产生除从头合成外，昆虫还可以通过食物获取所需要的信息素前体，再经过简单转化形成信息素成分。例如，黑尾红灯蛾 *Utetheisa ornatrix* 的幼虫从寄主植物 Crotalaria spp.中获得的吡咯里西啶类生物碱（如野百合碱）可产生 (R)-(2)-羟基达那酮（Conner *et al.*，1981，1990；Eisner and Meinwald，1995）。许多飞蛾从食物中获取亚油酸和亚麻酸（Millar，2000），用于合成 3，6，9 或 6，9 位置双链的碳氢化合物信息素。除了生物碱和脂肪酸，植物类异戊二烯还可以作为昆虫信息素的前体，合成萜类化合物信息素（Tillman *et al.*，1999）。

部分肠道微生物和病毒也被证明参与或影响昆虫信息素合成。如，微生物参与了白蚁脂肪酸衍生物中引入甲基内支的前体的生物合成（Guo *et al.*，1991）；病毒 Hz-2v 感染了雌性玉米耳虫蛾 *Helicoverpa zea* 后，可使其性信息素的产生增加 5-7 倍，从而对健康雄性的吸引力增加了一倍（Engl and Kaltenpoth，2018）。植食性昆虫后肠中的肠道微生物能将宿主未消化的食物残留代谢产生信息素前体。如蝗虫的肠道微生物成团泛菌 *Pantoea agglomerans* 可产生蝗虫聚集信息素的组分，苯酚和愈创木酚，还有肺炎克雷伯菌 *Klebsiella pneumoniae* 和阴沟肠杆菌 *Enterobacte cloacae* 也可产生愈创木酚（Dillon *et al.*，2010；Marshall *et al.*，2016）。除参与和影响信息素合成外，Hoyt 等（1971）报道发现了一种寄生于

新西兰角金龟 *Costelytra zealandica* 的粘液腺的细菌其生产苯酚可直接作为雌性的性信息素。

3 昆虫信息素感受器官及其多样性

昆虫释放的信息素需要通过其外周感觉系统进行感应。昆虫信息素可分为挥发性信息素和非挥发性或低挥发性信息素。两种信息素的感应方式不同。挥发性信息素占昆虫信息素的主导地位，其感应主要通过触角上的嗅觉系统完成（Hansson and Stensmyr，2011）。非挥发性或低挥发性信息素主要由味觉系统的接触性化学感受器接受。这种感受器主要存在于口器和足上（Ebbs and Amrein，2007；Joseph and Carlson，2015；Kohl *et al.*，2015）。

气味结合蛋白和嗅觉受体蛋白是昆虫实现精确识别信息素的主要载体，在挥发性信息素识别过程中起着重要作用。昆虫的气味结合蛋白和气味受体蛋白的多样性远不及昆虫信息素，且其多样性也远不及哺乳动物（Young and Trask，2002）。人们从模式昆虫-果蝇 *Drosophila melanogaster* 中鉴定出了 42 个气味结合蛋白和 62 个气味受体蛋白基因（Robertson *et al.*，2003；Bohbot and Vogt，2005）。在冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 鉴定出了 70 多个气味结合蛋白和气味受体蛋白基因（Hill *et al.*，2002）。蜜蜂的嗅觉蛋白种类是昆虫中发现较多的。已经从基因组注释了 170 个蜜蜂气味受体蛋白基因，含 7 个假基因（Robertson and Wanner，2006）。目前气味受体基因发现最多的是佛罗里达弓背蚁 *Camponotus floridanus*，气味受体蛋白基因多达 352 个（王晓双等，2017）。但这些嗅觉相关蛋白的数量明显少于昆虫能够感知的化合物的数量。另外，它们也不是全部参与感受信息素，其中一部分嗅觉相关蛋白参与感受普通化学气味（Yu *et al.*，2010）。同时，昆虫嗅觉相关蛋白还具有一定的保守性。如棉蚜 *Aphis gossypii* 与豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 嗅觉蛋白的氨基酸序列同源性高达 50%（马晓红，2018），这种保守性降低了昆虫嗅觉相关蛋白的多态性。参与非挥发性或低挥发性信息素接收的味觉相关蛋白则更少（Young and Trask，2002；Kohl *et al.*，2015）。

那么昆虫如何利用有限的嗅觉相关蛋白来识别大规模的化学信息素呢？有证据表明，单个昆虫嗅觉蛋白具有识别多个信息素的功能。果蝇的嗅觉感受器并不特异于单一的配体（Wetzel *et al.*，2001）。它可以被具有明显不同化学结构的化合物所激发，如环己醇和环己酮、苯甲醛和苄醇（Baitharu *et al.*，2018）。气味结合蛋白对不同的配体亲和力不同，因此，气味结合蛋白可能还在增加嗅觉库的复杂性上起重要作用。气味结合蛋白只运输一小部分的配体到达孔隙小管，在那里只有少数配体能够刺激气味受体蛋白，并且只有少数结合了配体的气味受体蛋白可以到达树突（Eisner and Meinwald，1995）。因此，虽然气味结合蛋白和气味受体蛋白都不是非常专一的，但是通过整个机制两步过滤作用，可以表现出显著的选择性。

最新的研究发现，动物的嗅觉相关蛋白可进行互作，理论上可通过有限的嗅觉蛋白对大多数的信息素进行识别。Monahan 等（2019）在小鼠 1 000 个气味受体蛋白基因中发现了广泛的气味受体蛋白基因会互作现象，且其反式互作能力极强。这种互作还可以打破在单条染色体内的互作，实现跨染色体互作。通过强有力的互作，使嗅觉相关蛋白协同在一起，共同识别特定的气味和信息素。虽然在昆虫中未进行相似的嗅觉相关蛋白基因互作研究，但极可能也存在这种广泛的互作网络，从而实现对信息素的精确识别。

近来也有研究发现一种编码甘薯烟粉虱 *Bemisia tabaci* 化学感受蛋白的基因与植物源性基因有高度序列同源性并且在鲍氏不动杆菌 *Acinetobacter baumannii* 中识别出了编码气味结合蛋白的 RNA（Liu and Picimbon，2017），这些例子说明昆虫的化学感知蛋白与气味结合蛋白起源于早期生物产生时期，但如何经过长期的进化演化出了与昆虫信息交流相适应的功能还并不清楚。

4 结语

本文针对昆虫如何实现信息素多样性以及

种内如何进行专一而有效交流这一问题，从信息素化学结构多样性、信息素组合、信息素时空释放以及信息素嗅觉相关蛋白多样性与识别机制几个方面进行了阐述。昆虫信息素多达数千种，并且还可以通过不同比例，不同组合和不同释放时间来实现信息有效传递。然而，在自然界中，仍然存在着各种信息素干扰现象。如东方蜜蜂与西方蜜蜂的性信息素成分几乎相同，且婚飞时间接近，因人为引种导致两种蜜蜂会因信息素产生交尾干扰，严重影响信息素的有效传递。

昆虫利用化学感器、嗅觉相关蛋白、气味受体蛋白、嗅觉神经元来感知信息素，但如何将信息传递到脑部等中枢神经，进而调节生理活动和行为的具体机理仍然不甚了解。该领域的具体机理研究将是今后昆虫信息素研究的重要内容之一，可深入了解昆虫生物习性，并为害虫防治与植物授粉方面提供新的解决思路。此外，昆虫的共生体如何影响昆虫信息素的合成将成为新的研究方向。例如，微生物参与白蚁脂肪酸信息素的生物合成（Guo *et al.*，1991）；病毒 Hz-2v 可提高雌性玉米耳虫蛾性信息素产量，从而加强了对雄性的吸引（Engl and Kaltenpoth，2018）。昆虫信息素的种类、合成方式、调控方式、异种生物对昆虫信息素的交流影响，仍有许多有待深入研究。未来通过更为先进的研究技术和发挥交叉学科优势，更多处在迷雾下未解之谜将不断被解开。

参考文献 (References)

Ando T, Ohtani K, Yamamoto M, Miyamoto T, Qin XR, Witjaksono, 1997. Sex pheromone of Japanese Giant Looper, *Ascotis selenaria cretacea*: Identification and field tests. *Journal of Chemical Ecology*, 23(10): 2413–2423.

Baitharu I, Shroff S, Sahu JK, 2018. Molecular, neuronal, and behavioral mechanism of communication among insect species: A review//Kumar D, Gong C(eds.). Trends in Insect Molecular Biology and Biotechnology. Cham. : Springer. 35–51.

Barbier J, Lederer E, 1960. Structure chimiquc de la substance royale de la reine dabeille (*Apis mellifera*). *CR Séances Acad. Sci.* (*Paris*), 251: 1131–1135.

Bjostad LB, Roelofs WL, 1983. Sex pheromone biosynthesis in *Trichoplusia ni*: Key steps involve delta-11 desaturation and chain-shortening. *Science*, 220(4604): 1387–1389.

Blomquist GJ, Vogt RG, 2003. 1 - Biosynthesis and detection of pheromones and plant volatiles-introduction and overview// Blomquist GJ, Vogt RG (eds.). Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology. New York: Academic Press. 3–18.

Bohbot J, Vogt RG, 2005. Antennal expressed genes of the yellow fever mosquito (*Aedes aegypti* L.); characterization of odorant-binding protein 10 and takeout. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 35(9): 961–979.

Borrero-Echeverry F, Barreto-Triana N, Aragon SM, Rivera HF, Oehlscglager C, Cotes AM, Rubiano J, 2018. Las feromonas en el control de insectos(Capítulo 8)//Cotes AM (ed.). Control Biológico de fitopatógenos, insectos y ácaros. Volumen 1. Agentes de control biológico. Montería, Colombia: Agrosavia Press. 410–453.

Butenandt A, 1963. Bombycol, the sex-attractive substance of the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Endocrinology*, 27(1): 9–11.

Butenandt A, Beckmann R, Stamm D, Hevker E, 1959. On the sex pheromone of the silkworm moth *Bombyx mori*. isolation and structure. *Z. Naturforsch B*, 14(b): 283–284.

Conner WE, Eisner T, Meer RKV, Guerrero A, Meinwald J, 1981. Precopulatory sexual interaction in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*): Role of a pheromone derived from dietary alkaloids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(3): 227–235.

Conner WE, Roach B, Benedict E, Meinwald J, Eisner T, 1990. Courtship pheromone production and body size as correlates of larval diet in males of the arctiid moth, *Utetheisa ornatrix*. *Journal of Chemical Ecology*, 16(2): 543–552.

Conte YL, Arnold G, Trouiller J, Masson C, Chappe B, 1990. Identification of a brood pheromone in honeybees. *Naturwissenschaften*, 77(7): 334–336.

Cooperators JAK, 1975. Insect sex pheromones: Intraspecific pheromone variability of Ostrinia nubilalis in North America and Europe. *Environmental Entomology*, 6(4): 891–894.

Dillon RJ, Vennard CT, Charnley AK, 2010. A note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *Journal of Applied Microbiology*, 92(4): 759–763.

Du JW, 1988. Insect Pheromones and Their Application*s*. Beijing: China Forestry Publishing. 221. [杜家纬, 1988. 昆虫信息素及其应用. 北京: 中国林业出版社. 221.]

Ebbs ML, Amrein H, 2007. Taste and pheromone perception in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Pflügers Archiv-European Journal of Physiology*, 454(5): 735–747.

Eisner T, Meinwald J, 1995. The chemistry of sexual selection. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 92(1): 50–55.

Engl T, Kaltenpoth M, 2018. Influence of microbial symbionts on

insect pheromones. *Natural Product Reports*, 35(5): 386–397.

Fleischer J, Krieger J, 2018. Insect pheromone receptors-key elements in sensing intraspecific chemical signals. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12: 425.

Foster SP, Roelofs WL, 1988. Sex pheromone biosynthesis in the leafroller moth *Planotortrix excessana* by Δ10 desaturation. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 8: 1–9.

Foster SP, Roelofs WL, 1996. Sex pheromone biosynthesis in the tortricid moth, *Ctenopseustis herana* (Felder & Rogen hofer). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2(33): 135–147.

Guo L, Quilici DR, Chase J, Blomquist GJ, 1991. Gut tract microorganisms supply the precursors for methyl-branched hydrocarbon biosynthesis in the termite, *Zootermopsis nevadensis*. *Insect Biochemistry*, 21(3): 327–333.

Gries G, Schaefer PW, Gries R, Ka JL, Gotoh T, 2001. Reproductive character displacement in *Lymantria monacha* from Northern Japan? *Journal of Chemical Ecology*, 27(6): 1163–1176.

Hansson B, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72(5): 698–711.

He XJ, Zhang XC, Jiang WJ, Barron AB, Zhang JH, Zeng ZJ, 2016. Starving honey bee (*Apis mellifera*) larvae signal pheromonally to worker bees. *Scientific Reports*, 6: 22359.

Hill CA, Fox AN, Pitts RJ, Kent LB, Tan PL, Chrystal MA, Cravchik A, Collins FH, Robertson HM, Zwiebel LJ, 2002. G protein-coupled receptors in *Anopheles gambiae*. *Science*, 298(5591): 176–178.

Hoyt CP, Osborne GO, Mulcock AP, 1971. Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. *Nature*, 230(5294): 472–473.

Joseph RM, Carlson JR, 2015. Drosophila chemoreceptors: A molecular interface between the chemical world and the brain. *Trends in Genetics Tig*, 31(12): 683–695.

Jurenka R, 2004. Insect pheromone biosynthesis. *Topics in Current Chemistry*, 239: 97–132.

Koeniger K, Koeniger G, 2018. Living together in harmony? Five Sympatric Honey Bee Species in Borneo 14th Asian Apiculture Association Conference. Jakarta: 34.

Kohl J, Huoviala P, Jefferis GS, 2015. Pheromone processing in Drosophila. *Current Opinion in Neurobiology*, 34(5): 149–157.

Levinson HZ, Levinson AR, Francke W, Mackenroth W, Heemann V, 1981. The pheromone activity of anhydroserricornin and serricornin for male cigarette beetles (*Lasioderma serricorne* F.). *Naturwissenschaften*, 68(3): 148–149.

Li WS, Wu SS, Wang QF, 2006. Interspecific mating interference test of honeybee and its mechanism. *Journal of Bee*, 26(1): 8–10. [李位三, 吴树生, 王启发, 2006. 蜜蜂种间交尾干扰试验及其发生机制的研究. 蜜蜂杂志, 26(1): 8–10.]

Liu MY, 1994. New progress in research and application of insect pheromones-overview of European and developing country symposium on pheromone engineering. C*hinese Bulletin of Entomology*, 40(1): 56–59. [刘孟英, 1994. 昆虫信息素研究及应用的新进展—欧洲及发展中国家信息素工程学术讨论会概况. 昆虫知识, 40(1): 56–59.]

Liu GX, Picimbon JF, 2017. Bacterial origin of insect chemosensory odor-binding proteins. *Gene & Translational Bioinformatics*, 3: e1548.

Liu L, Zhang L, Cheng YX, Jiang XF, 2018. Male pheromone releasing behavior in *Mythimna separata* (Walker). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(5): 51–58. [刘磊, 张蕾, 程云霞, 江幸福, 2018. 东方粘虫雄蛾信息素的生成时期与释放行为. 应用昆虫学报, 55(5): 51–58.]

Maisonnasse A, Lenoir JC, Costagliola G, Beslay D, Conte YL, 2009. A scientific note on E-beta-ocimene, a new volatile primer pheromone that inhibits worker ovary development in honey bees. *Apidologie*, 40(5): 562–564.

Marshall DG, Jackson TA, Unelius CR, Wee SL, Young SD, Townsend RJ, Suckling DM, 2016. Morganella morganiibacteria produces phenol as the sex pheromone of the New Zealand grass grub from tyrosine in the colleterial gland. *Science of Nature*, 103(7/8): 59.

Martinez T, Fabriás G, Camps F, 1990. Sex pheromone biosynthetic pathway in *Spodopteru littoralis* and its activation by a neurohormone. *The Journal of Biological Chemistry*, 265(3): 1381–1387.

Ma XH, 2018. Advances in aphid olfaction and olfactory receptors. *Xian Dai Horticulture*, 41(20): 67–68. [马晓红, 2018. 蚜虫嗅觉与嗅觉受体研究进展. 现代园艺, 41(20): 67–68.]

Millar JG, 2000. Polyene hydrocarbons and epoxides: A second major class of lepidopteran sex attractant pheromones. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 575–604.

Monahan K, Horta A, Lomvardas S, 2019. LHX2-and LDB1-mediated trans interactions regulate olfactory receptor choice. *Nature,* 565(7740): 448–453.

Morse D, Meighen E, 1987. Pheromone Biochemistry//Prestwich GD, Blomquist GJ (eds.). 4-Pheromone Biosynthesis: Enzymatic Studies in Lepidoptera. New York, USA: Academic Press. 121–158.

Nesbitt BF, Beevor PS, Hall DR, Lester R, 1979. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *Journal of Insect Physiology*, 25(6): 535–541.

Robertson HM, Wanner KW, 2006. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: Expansion of the odorant, but

not gustatory, receptor family. *Genome Research*, 16(11): 1395–1403.

Robertson HM, Warr CG, Carlson JR, 2003. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(Suppl. 2): 14537–14542.

Robert A, Peppuy A, Sémon E, Boyer FD, Lacey MJ, Bordereau C, 2004. A new C12 alcohol identified as a sex pheromone and a trail-following pheromone in termites: The diene (Z, Z)-dodeca-3, 6-dien-1-ol. *Naturwissenschaften*, 91(1): 34–39.

Ryan RO, De RM, Dillwith JW, Heisler CR, Blomquist GJ, 1982. Biosynthesis of myristate in an aphid: Involvement of a specific acylthioesterase. *Archives of Biochemistry & Biophysics*, 213(1): 26–36.

Slessor KN, Kaminski L, King GGS, Borden JH, Winston ML, 1988. Semiochemical basis of the retinue response to queen honey bees. *Nature*, 332(6162): 354–356.

Spikes AE, Paschen MA, Millar JG, Moreira JA, Hamel PB, Schiff NM, Ginzel MD, 2010. First contact pheromone identified for a Longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in the subfamily prioninae. *Journal of Chemical Ecology*, 36(9): 943–954.

Stökl J, Steiger S, 2017. Evolution origin of insect pheromones. *Current Opinion in Insect Science*, 383(24): 36–42.

Tan ZX, Gries R, Gries G, Lin GQ, Pu GQ, Slessor KN, Li J, 1996. Sex phermone components of mulberry looper, *Hemerophila atrilineata* butler (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Chemical Ecology*, 22(12): 2263–2271.

Tang R, Zhang ZN, 2014. New progress in the study of lepidoptera pheromones. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(5): 1149–1162. [唐睿, 张钟宁, 2014. 鳞翅目昆虫的信息素研究新进展. 应用昆虫学报, 51(5): 1149–1162.]

Tillman JA, Seybold SJ, Jurenka RA, Blomquist GJ, 1999. Insect pheromones-an overview of biosynthesis and endocrine regulation. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 29(6): 481–514.

Vallet A, Cassier P, Lensky Y, 1991. Ontogeny of the fine structure of the mandibular glands of the honeybee (*Apis mellifera* L.) workers and the pheromonal activity of 2-heptanone. *Journal of Insect Physiology*, 37(11): 789–804.

Vetter RS, Baker TC, 1983. Behavioral responses of male *Heliothis virescens* in a sustained-flight tunnel to combinations of seven compounds identified from female sex pheromone glands. *Journal of Chemical Ecology*, 9(6): 747–759.

Vetter RS, Baker TC, 1984. Behavioral responses of male *Heliothis zea* moths in sustained-flight tunnel to combinations of 4 compounds identified from female sex pheromone gland. *Journal of Chemical Ecology*, 10(2): 193–202.

Vickers NJ, 2002. Defining a synthetic pheromone blend attractive to male *Heliothis subflexa* under wind tunnel conditions. *Journal of Chemical Ecology*, 28(6): 1255–1267.

Wang XS, Tang LD, Wu JH, 2017. Research progress on olfactory related proteins in insects. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 38(6): 1171–1179. [王晓双, 唐良德, 吴建辉, 2017. 昆虫嗅觉相关蛋白的研究进展. 热带作物学报, 38(6): 1171–1179.]

Wanner KW, Nichols AS, Walden KK, Brockmann A, Luetje CW, Robertson HM, 2007. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. *Proceedings of the National Academy Sciences*, 104(36): 14383–14388.

Wetzel CH, Behrendt HJ, Gisselmann G, Stortkuhl KF, Hovemann B, Hatt H, 2001. Functional expression and characterization of a *Drosophila odorant* receptor in a heterologous cell system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(16): 9377–9380.

Yang HZ, 2005. How do insects communicate? *China Nature*, (6): 56–57. [杨红珍, 2005. 昆虫怎样交流? 大自然, (6): 56–57.]

Yang ZH, Bengtsson M, Witzgall P, 2004. Host plant volatiles synergize response to sex pheromone in codling moth, *Cydia pomonella*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(3): 619–629.

Young JM, Trask BJ, 2002. The sense of smell: Genomics of vertebrate odorant receptors. *Human Molecular Genetics*, 11(10): 1153–1160.

Yu Y, Cui X, Jiang Q, Jin X, Guo Z, Zhao X, Bi Y, Zhang L, 2010. New isoforms of odorant-binding proteins and potential semiochemicals of locusts. *Archives of Insect Biochemistry & Physiology*, 65(1): 39–49.

Zeng ZJ, 2017. Apiculture. Beijing: Chinese Agriculture Press. 9–12. [曾志将, 2017. 养蜂学. 北京: 中国农业出版社. 9–12.]

Zhang KX, Wang AJ, Mei XD, Zhang T, Yang S, Zhe DM, Ning J, 2016. Insect pheromones and their analogues interfere with the progress of insect chemical communication. Proceedings of the Annual Meeting of Chinese Plant Protection Society 2016. Scientific and Technological Innovation of Plant Protection and Targeted Poverty Alleviation in Agriculture. Chengdu. 3. [张开心, 王安佳, 梅向东, 张涛, 杨帅, 折冬梅, 宁君, 2016. 昆虫信息素及其类似物干扰昆虫化学通讯的进展. 中国植物保护学会 2016 年学术年会论文集. 植保科技创新与农业精准扶贫. 成都. 3.]

Zhao C, Löfstedt C, Wang X, 1990. Sex pheromone biosynthesis in the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* (II): Biosynthesis of (*E*)-and (*Z*)-12-tetradecenyl acetate involves Δ14 desaturation. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 15(1): 57–65.