



沈丹霓, 曾文慧, 张丹丹, 李志强. 植物源活性物质对昆虫生殖的干扰作用 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (4): 884–894.

植物源活性物质对昆虫生殖的干扰作用

沈丹霓¹, 曾文慧³, 张丹丹², 李志强^{3*}

(1. 中山大学生命科学学院, 广州 510275; 2. 中山大学生态学院, 广州 510275; 3. 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510260)

摘要: 昆虫的繁盛与其强大的生殖能力密切相关, 而环境友好的植物源活性物质是可持续的害虫防治方法之一, 能够通过多种作用机制影响昆虫的生殖发育。本文从昆虫生殖行为、生长发育、生殖细胞或器官、生殖地位与性比、共生微生物等方面, 综述了植物源活性物质对昆虫生殖干扰机理的研究进展及相关的应用情况, 以为昆虫生殖发育干扰的进一步研究与害虫综合防控技术的研发提供参考。

关键词: 植物源活性物质; 害虫治理; 生物防治; 生殖干扰

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 04-0884-11

The interference of active substances derived from plants on insect reproduction

SHEN Dan-Ni¹, ZENG Wen-Hui³, ZHANG Dan-Dan², LI Zhi-Qiang^{3*} (1. College of Life Science, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China; 2. College of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China; 3. Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260, China)

Abstract: The insect diversity and proliferation of insect populations directly correlates to their enormous reproductive capacity. As one of more environmentally friendly pest control agents, plant-derived active substances can interfere the reproduction of insects via a variety of action mechanisms. In terms of reproductive behavior, growth and development, germ cells or organs, reproductive status, sex ratio and symbiotic microorganisms, this article summarizes progress in research on the interference mechanisms of active substances originated from plant on insect reproduction and the related applications, which will provide a reference for the further study of insect reproductive interference and development of new technology of pest control based on botanical active materials.

Key words: Plant-derived active substances; pest management; biocontrol; reproductive interference

昆虫种类繁多、数量庞大、分布广泛, 很大程度上得益于其在进化过程中形成的强大生殖优势 (申王尚, 2018), 因此昆虫的生殖调控机制受

到广泛关注, 并成为害虫防治研究的重要切入点之一 (Smagghe *et al.*, 2019)。害虫的生物防治具有安全、绿色、可持续等特点, 其中植物防御植

基金项目: 广州市科技计划项目 (201904020002); 广东省现代农业产业共性关键技术研发创新团队建设项目 (2019KJ134); 广东省科学院科技发展专项 (2018GDASCX-0107)

作者简介: 沈丹霓, 女, 硕士研究生, 研究方向昆虫生理生化与分子生物学, E-mail: 1556385117@qq.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 李志强, 男, 博士, 研究员, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: lizhiqiang61@163.com

收稿日期 Received: 2020-04-23; 接受日期 Accepted: 2020-06-30

食性昆虫的代谢产物可作为生物防治剂有效成分的重要来源 (Rattan, 2010)。植物源活性物质能作用于昆虫神经系统、消化系统、代谢循环系统相关的器官、组织、细胞, 对昆虫的生殖发育产生明显的干扰控制作用 (Rattan, 2010; Koul *et al.*, 2013; Ikbali and Pavela, 2019)。本文围绕植物源活性物质对昆虫生殖发育的干扰机制以及应用情况进行了综述分析, 以期对靶向生殖发育系统的植物源昆虫生长调节剂的研究提供参考。

1 植物源活性物质的组成成分与效用基团

植物组织、器官或植物代谢过程产生的活性物质主要以植物次生代谢物或蛋白质化合物的形式存在 (Pavela, 2015; 叶萱, 2018)。植物次生代谢物在植物细胞质中经丙二酸、甲戊酸、甲基赤藓糖-4-磷酸等途径合成后, 通过腺毛、分泌腔、分泌道等组织进行运输, 最终以液态的形式储存于植物器官 (Haratym and Weryszko-Chmielewska, 2017)。对植物提取分离物的检测分析显示, 其活性成分繁多且具有种属与组织器官的差异性, 包括非特异性成分如根、茎、花中常见的倍半萜类与二萜类化合物, 树皮中常见的酚类与黄酮类化合物; 特异性成分如吊裙草 *Crotalaria retusa* 中的杨梅素等 (Dounghawee *et al.*, 2019; Sinan *et al.*, 2020)。此外, 植物不同产地、季节、树龄等的活性成分各异, 例如在各个柳杉 *Cryptomeria fortunei* 分布区中, 从不同季节、树龄的柳杉中提取的精油的化学成分存在明显的差异 (谢永坚, 2013)。以上研究均表明植物源活性物质的合成、分布和含量具有种类、组织器官、生长阶段、地域环境的特异性与多样性。因此根据这些成分的特征特性可以建立特定的植物化学指纹图谱 (Zengin *et al.*, 2019)。

植物提取的活性混合物或单一活性成分均具有不同程度的抗氧化、酶抑制、抗菌、杀虫等作用 (Dounghawee *et al.*, 2019; Sinan *et al.*, 2020)。植物源活性物质对害虫的防控效果、作用方式及机理各异, 取决于其活性成分的分子结构, 具体表现为效用基团的类型、位置及其复杂的协同作用 (Pavela, 2014)。依据化合物的分子结构进行分类, 目前研究较多的活性物质以携带两个或以上的复合官能团为主, 包括萜烯类 (异戊二

烯烯)、酚类 (含酚羟基芳香烃环)、生物碱 (含氮杂环)、甾体 (含环戊烷多氢菲骨架)、黄酮类 (酮式羰基、羟基衍生物)、内酯类 (含环酯基) 等 (Tiwari and Rana, 2015)。生物学功能上的比较研究证明, 不同的官能团在杀虫活性上具有显著的差异。相对于饱和烃类化合物, 含有不饱和键、氧、醛基或成环的烯炔类、醛类、酚类的杀虫毒性更大, 其中不饱和键的生物功效与化合物的亲脂性相关 (Gupta *et al.*, 2011; Pandey *et al.*, 2012)。不饱和键的氢化降低了化合物的亲脂性, 使化合物通过昆虫的角质层并进入其体内发挥作用的过程受到干扰, 从而影响了其杀虫效果 (Lomonaco *et al.*, 2009; Pardede *et al.*, 2018)。与单官能团类活性物质如醛类 (含醛基)、醇类 (含醇羟基) 相比, 复合官能团类活性物质的杀虫活性在某些官能团的协同作用下显著提高。这些协同成分通过提高角质层的渗透性和混合物的渗透速率, 增强了活性物质的杀虫毒性 (Pavela, 2014; Tak and Isman, 2017)。因此, 复合官能团类活性物质, 如混合精油等, 在新型生物防治制剂的研发中具有更大的潜力。

2 植物源活性物质对昆虫生殖的干扰机制

2.1 干扰生殖行为

昆虫的生殖行为复杂多样, 主要包括求偶、交配、产卵等。这些生殖行为往往受到内源信息素及外源性信号物质的协同调控 (Felipe *et al.*, 2018)。寄主植物的活性物质是影响昆虫生殖行为和生殖状态的生物外源性信号之一, 其中以挥发物对生殖行为的干扰效果最为显著 (Xu and Turlings, 2017)。

植物挥发物能够作为性信息素的前体或作用于嗅觉系统与内分泌系统, 干扰昆虫性信息素的合成与释放, 进而影响昆虫的生殖状态与行为。研究表明, 玉米 *Zea mays* 穗丝和番茄 *Lycopersicon esculentum* 果实的挥发物具有刺激美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 性信息素的合成与释放的作用, 其中以 3-甲基-1-丁醇和苯乙醛这两种组分对雌虫产卵行为的干扰作用效果最为显著 (张秀歌等, 2015)。部分植物活性物质可能具有类似雄性昆虫“交配因子”的功能。交配后雄性生殖附腺分泌的交配因子能够改变雌雄性内源信息素的水平, 降

低雌性对其他雄性的接受率并提高其产卵率,同时干扰雄性对性信息素的响应(华荣胜等, 2010),如马缨丹 *Lantana camara* 叶片正己烷提取液的香叶醇、法尼醇等倍半萜类化合物可以改变雄性红蜡 *Dysdercus koenigii* 的求偶行为,并使雌性拒绝交配,从而降低交配成功率(Kayesth *et al.*, 2019)。

寄主植物的挥发物通过作用于雄性的嗅觉系统、神经系统影响其对雌性性信息素的识别能力与感受活性,进而干扰雌雄昆虫在求偶、交配行为中所需的信息交流。例如,大蒜 *Allium sativum* 精油的主要活性成分二烯丙基二硫醚和二烯丙基三硫醚可以与雌性麦蛾 *Sitotroga cerealella* 的性信息素竞争雄性的气味结合蛋白,使麦蛾的交配频率显著降低,从而减少雌性的产卵量(马敏, 2016)。植物的部分酯类、醛类、醇类活性化合物能够增强或削弱雌性性信息素对雄性的引诱效果,其中(Z)-3-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯-1-醇等活性成分是常见的性信息素“增效剂”,能够提高雄性对雌性性信息素的识别能力(Schmidt-Büsser *et al.*, 2009; 张秀歌等, 2015)。植物活性化合物对昆虫信息交流的干扰具有种间差异,例如水杨酸甲酯既可作为女贞细卷蛾 *Eupoecilia ambiguella* 性信息素的增强剂,显著提高其雄性对雌性性信息素的反应强度,又能作为松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* 性信息素的拮抗剂,使其雌蛾对雄蛾的引诱效果显著降低(Schmidt-Büsser *et al.*, 2009; Jactel *et al.*, 2011)。因此,高效利用昆虫性信息素与其生殖行为的调控关系仍然是害虫防控的有效策略。

2.2 影响生长发育

正常的生长发育是昆虫达到适宜的生殖状态的基础,而昆虫通过生殖发育激素的生物合成、分泌、降解以及其他信号通路的级联或反馈机制,协同调控其生长与变态发育(Roy *et al.*, 2018)。任何与昆虫的生殖发育相关的激素信号通路或调节内环境平衡的外源因子受到干扰,均可能导致其生殖异常。

部分植物活性物质具有类似昆虫生长调节剂的作用。一方面,植物活性成分可能作用于昆虫内分泌系统,间接调节发育激素的合成,进而影响昆虫的发育周期。例如,印楝 *Azadirachta indica* 籽仁提取物通过调节昆虫神经细胞中促前胸腺激

素的合成速度而干扰其内分泌系统,导致昆虫蛹期延长、产卵期缩短以及繁殖力下降(Radha and Susheela, 2014)。另一方面,一些植物活性成分直接干扰激素信号通路。例如保幼激素的作用发挥依赖于受体(Methoprene-tolerant, Met)与其他转录因子、类固醇受体辅助活化因子(Steroid receptor coactivator, SRC/FISC)、周期蛋白(Cycle, CYC)形成异二聚体的机制(Jindra *et al.*, 2013),植物的二萜类次生代谢物如红果山胡椒 *Lindera erythrocarpa* 的查耳酮、晚一枝黄花 *Solidago serotina* 的 Kingidiol 化合物在结构上与 FISC 或 CYC 相似,能够与其竞争性结合 Met,进而阻碍激素信号通路的正常运转,导致雌性埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的卵巢发育异常(Lee *et al.*, 2015);植物的黄酮类化合物芦丁可能通过干扰斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 和棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的蜕皮激素信号通路,延长两种昆虫的蜕皮期,并且导致成虫畸形甚至死亡(Jadhav *et al.*, 2012)。

许多植物源活性物质是昆虫体内消化酶与解毒酶的靶向底物,通过干扰昆虫的营养代谢与解毒代谢而影响昆虫的生长发育。例如,苦瓜 *Momordica charantia* 叶片提取物的苦瓜素类化合物能够显著降低斜纹夜蛾幼虫中肠内的淀粉酶和蛋白酶活性,影响淀粉和蛋白质的消化和吸收,从而抑制其正常的生长发育(骆颖等, 2012)。相反,一些适合昆虫取食的寄主植物的活性物质能够提高昆虫中肠的胰蛋白酶活性,促进昆虫对营养物质的吸收,从而维持昆虫正常的生长发育(Zhao *et al.*, 2019)。研究发现,作用于解毒酶的活性化合物主要为萜类、酚类化合物,例如 α -蒎烯、 β -蒎烯、月桂烯等萜类能够显著降低松墨天牛 *Monochamus alternates* 的化蛹率和羽化率,其作用机理在于萜类化合物提高了昆虫肠道内的解毒酶活性,导致代谢过度与有害物质累积,最终影响松墨天牛的生长发育(何玄玉等, 2017)。此外,酚类化合物对昆虫物质代谢方面的影响更为显著。研究表明单宁酸、绿原酸、水杨酸可通过拒食、毒杀的方式影响舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的营养摄入与解毒代谢,使其蛹重增加且成虫产卵量、受精率均降低(王晓丽等, 2016);富含酚类的紫皮玉米提取物可能导致烟草天蛾 *Manduca sexta* 中肠的酚氧化酶活性异常,进而降低其卵孵化率与幼虫体重(Tayal *et al.*, 2020)。因此,生

长发育与生殖的密切相关性进一步拓宽了植物活性物质对害虫生殖干扰的作用靶点。

2.3 毒害生殖细胞或器官

生殖细胞是配子发生、受精、胚胎发育、生殖器官发育与成熟等过程中物质代谢与能量交换的重要场所之一。生殖细胞的形态与结构是其生长状态的直观表现,生殖细胞的形态、细胞器与细胞骨架的结构变化异常将影响昆虫的生殖力。首先,植物活性物质对昆虫的生殖细胞具有毒杀作用,具体表现为细胞形态与结构改变、细胞代谢与细胞增殖异常等。研究表明,浆果楝 *Cipadessa baccifera* 叶片的丙酮提取物含有十八烷酸、环丙烷羧酸、棕榈酸乙烯基酯、呋喃等多种化合物,能够破坏致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 的卵细胞膜,降低其卵孵化率 (Ramkumar *et al.*, 2019); 刘欢等 (2014) 发现苦瓜叶中的苦瓜素能够延长亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 的发育历期,降低其雌性的产卵量,其干扰机制在于苦瓜素不仅破坏卵巢细胞的形态,而且通过抑制细胞的糖代谢阻止机体对营养物质的吸收,对严格依赖营养素的卵子发生过程产生显著的负面影响。此外,豆科鱼藤属植物的活性成分 12- α 羟基鱼藤酮对昆虫细胞增殖的影响显著,不仅能够使斜纹夜蛾卵巢细胞周期停滞,抑制其分裂增殖,还能通过改变细胞膜的通透性破坏细胞内环境的离子平衡,最终导致细胞中毒甚至坏死。这两种方式均能减少卵巢细胞的数量,导致卵巢发育缺陷,进而在组织水平上降低斜纹夜蛾的生殖力 (李有志等, 2009)。

其次,植物活性物质能够在基因水平上对生殖细胞的成熟或凋亡进程产生影响,进而导致昆虫生殖发育缺陷。具体的病理现象包括生殖细胞体积缩小、数量减少以及生殖器官萎缩等 (Lopez *et al.*, 2016)。在雌性昆虫的生殖过程中,卵黄蛋白前体由 *Vg* 基因编码,其转录与翻译受到保幼激素、蜕皮激素、胰岛素样肽信号通路、雷帕霉素靶向信号通路的调控 (Sheng, 2011; Hansen *et al.*, 2014)。研究发现保幼激素甲基转移酶是保幼激素生物合成途径中的重要限速酶,抑制其基因的转录可以降低 *Vg* 基因的转录量 (Gulia-Nuss *et al.*, 2011), 绿茶 *Camellia sinensis* 的原花青素可抑制冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 中保幼激素甲基转移酶基因的表达,进而抑制其卵母细胞的成熟,使其变态发育障碍 (Muema *et al.*, 2017)。此外,

原花青素可能以毒杀生殖细胞或调控与生殖相关的重要基因的转录等方式干扰昆虫的生殖,通过与核酸结合增加拓扑异构酶 II 的 DNA 切割活性,从而诱导 DNA 断裂,阻滞细胞周期的进程,最终抑制细胞分裂甚至促使细胞凋亡 (Kuzuhara *et al.*, 2006; Timmel *et al.*, 2013; Muema *et al.*, 2016)。在生殖发育过程中,支持细胞发挥清除凋亡细胞的功能,当支持细胞受损时睾丸中凋亡的细胞无法被及时清除,使精子的发生过程受到影响 (Yamashita *et al.*, 2020)。具有细胞毒杀作用的植物活性成分如黄皮 *Clausena lansium* 中的新肉桂酰胺 B、苦瓜中的苦瓜苷、苦瓜素等,可能作用于昆虫的支持细胞使其功能异常,导致未被及时清除的凋亡细胞出现继发性坏死,并释放出影响生殖细胞的有害物质,由此形成破坏生殖系统的恶性循环 (郭成林等, 2016; 罗剑峰等, 2016; Yamashita *et al.*, 2020)。因此,生殖细胞与器官仍然是了解植物源活性物质干扰昆虫生殖作用机制的关键。

2.4 影响生殖地位与性别比例

对于具有生殖品级分化的社会昆虫而言,表皮碳氢化合物与生殖信息素均是判断个体在巢内地位的重要指标,也是影响巢群生殖状态的关键 (Andrade-Silva and Nascimento, 2015; Mumoki *et al.*, 2018)。在胡蜂科、蜜蜂科、蚁科等社会昆虫中,表皮碳氢化合物被证实与生殖地位或生殖状态密切相关 (Liebig, 2010),表皮分子结构的异常可能影响社会昆虫的生殖地位,但目前通过影响昆虫表皮的分子结构间接干扰昆虫生殖的植物活性物质尚未有应用。研究表明部分植物活性物质如花椒 *Zanthoxylum bungeanum* 精油、艾蒿 *Artemisia argyi* 精油能够损伤小菜蛾 *Plutella xylostella* 上表皮中蜡质层的结构,使其表皮变形 (孙红霞, 2008),这些植物活性物质对昆虫生殖地位与生殖状态的影响有待进一步研究。生殖信息素与生殖地位或生殖状态的关系在蜜蜂属中表现最为明显,如海角蜂 *Apis mellifera capensis* 雌性工蜂,在乙醇脱氢酶的催化下产生主要成分为癸烯酸的生殖信息素激活卵巢,蜂后下颚腺分泌的信息素能够有效抑制同巢雌性工蜂产生乙醇脱氢酶,阻断雌性工蜂合成生殖信息素,抑制其卵巢的激活与产卵行为的发生,从而垄断蜂后在巢群内的产卵地位,维护其自身的生殖优势 (Mumoki *et al.*, 2018)。有研究表明,酚类、烯烃类植物活

性物质能够与蜂王信息素发生反应而破坏蜂群中生殖信号的释放与传递 (刘靖和史荣卫, 2016)。在食物资源稀缺的情况下, 含有多酚化合物的糖浆能够提高意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica*、中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 蜂群的繁殖速率, 扩大蜂群的规模, 并且显著增加其雌性个体的比例 (刘方邻, 2004)。因此, 花蜜中的多酚类化合物可能与生殖信息素发生反应以激活蜂群中偏雌性的生殖倾斜机制。

2.5 作用于共生微生物

昆虫共生微生物群落分布于宿主昆虫的多种细胞、组织、器官中, 对宿主昆虫的营养代谢、生长发育、生殖方式及行为等方面均产生重要的影响 (任素丽等, 2013; 王四宝和曲爽, 2017)。其中内共生菌对昆虫生殖的调控方式多样, 不仅可以诱导宿主孤雌生殖、雌性化、雄性致死等生殖异常现象, 而且能够改变宿主的产卵行为, 降低雌性子代的比例 (任素丽等, 2013; Shan *et al.*, 2019), 但针对昆虫内共生菌的植物活性物质的应用尚不多。存在于木食性昆虫肠道中的各种共生菌与原生动物在新陈代谢的过程中产生各种酶, 以促进宿主对木质纤维的消化和吸收, 维持肠道的生理平衡与内环境稳态, 进而调控宿主的生长发育与繁殖 (王四宝和曲爽, 2017)。目前已发现一些植物活性物质能够作用于昆虫的共生菌或原生动物, 如从香根草 *Vetiveria zizanioides* 分离的倍半萜酮化合物诺卡酮可减少台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 肠道中原生动物的总数, 导致白蚁行为异常甚至死亡 (Maistrello *et al.*, 2003); 从印楝树、桉树 *Eucalyptus camaldulensis*、麻疯树 *Jatropha curcas*、亚麻 *Ligum usitatissimum* 等植物中提取的活性物质对台湾乳白蚁或狭颈动白蚁 *Zootermopsis augusticollis* 后肠中的微生物有不同程度的抑制作用, 并导致白蚁的活力显著减弱 (Doolittle *et al.*, 2007; Fatima and Morrell, 2015)。

3 植物源物质干扰昆虫生殖的应用研究

3.1 植物提取物及其活性成分的应用

植物提取物对害虫生殖调控的应用形式主要为植物精油与植物有机溶剂提取物。目前应用较为广泛的植物提取物主要来源于松科、柏科、楝科、卫矛科、樟科、芸香科、唇形科、伞形科、

豆科、菊科、桃金娘科、茄科等植物 (Mann and Kaufman, 2012; Gahukar, 2018)。一些植物粗提物虽然活性成分尚未明确, 但在昆虫生殖发育防控中的应用效果显著。例如, 小万寿菊 *Tagetes minuta* 甲醇提取物对果实蝇 *Bactrocera zonata* 的蛹抑制率、羽化抑制率均达到 40% 以上 (Khan *et al.*, 2016); 黄花蒿 *Artemisia annua* 精油、番荔枝科米糕果 *Annona mucosa* 乙醇提取物均显著延长棉铃虫幼虫的发育历期, 降低其幼虫或蛹的体重 (Anshul *et al.*, 2014; Souza *et al.*, 2019); 亚致死剂量的当归 *Angelica sinensis* 和蓖麻 *Ricinus communis* 提取液分别使甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 亲代、子一代成虫的性别比例受到干扰, 并分别降低其亲代、子一代的产卵量 (万年峰等, 2013)。

目前, 植物提取物中的萜类、多酚类、生物碱等化合物的应用研究较多。富含单萜类化合物的植物提取物及其活性成分对昆虫卵的存活与孵化等方面的抑制效果最为显著。例如, 菊科植物艾叶中含有桉叶素、樟脑、胡椒酮等单萜类化合物, 用 12 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ 剂量的艾叶精油处理米蛾 *Corcyra cephalonica* 72 h, 米蛾卵的死亡率为 77.33% (杨小蓉等, 2019); 致死中浓度的犹大蒿 *Artemisia judaica* 精油使四纹豆象甲 *Callosobruchus maculatus* 卵孵化率减少约 60% (Abd-Elhady, 2012); 富含柠檬烯、 β -蒎烯、 α -松油醇等单萜化合物的柑橘 *Citrus aurantifolia* 精油在 0.032 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 的剂量下使烟粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 卵的存活率下降 58% (Delkhoo *et al.*, 2013)。百里香 *Thymus vulgaris*、牛至 *Origanum vulgare* 等植物精油中常见的百里香酚是一种单萜酚, 能够抑制玉米螟 *Chilo partellus* 卵的孵化, 减少棉铃虫的产卵量 (Singh *et al.*, 2011; Bovornnanthadej *et al.*, 2013)。同时, 以百里香酚与香芹酚为主要活性成分的石香薷 *Mosla chinensis* 精油制剂对蚜虫也具有显著的防治效果, 以 300 g/hm^2 的剂量处理田间菜豆 *Phaseolus vulgaris* 植株 7 d 后, 桃蚜 *Myzus persicae* 的校正死亡率达到 85% 以上 (Lu *et al.*, 2020)。此外, 含有萜类的植物提取物及其成分 also 具有良好的生长发育抑制活性。研究发现含有胡萝卜酮等萜酮化合物的北美香柏 *Thuja occidentalis* 精油、菊蒿 *Tanacetum vulgare* 精油能够抑制外米拟步行虫 *Alphitobius diaperinus* 的生长发育, 可分别导致其幼虫体重减少 33.6%, 化蛹抑制率达到 50% (Szolyga *et al.*, 2014)。含有莎草烯、 α -蒎烯等萜

烯化合物的鳄梨 *Persea americana* 叶片挥发油显著延长了致倦库蚊幼虫与蛹的发育历期, 并导致蛹的存活率下降 53.75% (Granados-Echegoyen *et al.*, 2015)。楝科植物中的三萜化合物对昆虫的生殖发育也具有复杂的干扰效应, 致死中浓度的印楝素处理黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*, 其繁殖量减少 98% (Oulhaci *et al.*, 2018)。亚致死剂量的印楝素在延长西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 产卵期的同时, 显著降低其产卵量 (杨广明等, 2016)。

生物碱与多酚类化合物在抑制昆虫生长发育方面也具有显著的应用效果。应用 15 mg/mL 华北白前 *Cynanchum komarovii* 总生物碱处理小菜蛾幼虫, 其生长抑制率达到 98.6%, 化蛹率降低 70% (Guo *et al.*, 2014), 该生物碱对斜纹夜蛾幼虫的化蛹率、羽化率亦有类似的效果 (Ge *et al.*, 2015)。此外, 辣椒碱、番茄苷、烟草烟碱、莨菪碱、雷公藤碱等多种植物生物碱已被证实对鳞翅目、鞘翅目、同翅目的多种害虫具有防控作用 (Chowański *et al.*, 2016)。在多酚类化合物中, 富含多酚的紫玉米果皮提取物被认为是烟草天蛾有效的生殖发育抑制剂, 显著降低幼虫质量、延长化蛹时间 (Tayal *et al.*, 2020); 木豆属植物的黄酮类化合物芦丁显著延长了棉铃虫、斜纹夜蛾幼虫的发育历期, 并显著提高了蛹死亡率、成虫畸形率 (Jadhav *et al.*, 2012)。

除了直接影响昆虫的生殖发育, 部分植物提取物及其次要活性成分可以作为杀虫剂的先导化合物或增强剂, 触发或增强杀虫剂的应用效果 (Tak *et al.*, 2016; Rizvi *et al.*, 2018)。例如, 添加 0.1% d-柠檬烯后吡虫啉对枸杞棉蚜 *Aphis gossypii* 种群防控增效比高达 93.11% (王芳等, 2019)。异丁香酚、樟脑等化合物能够显著增强反式肉桂酸、没食子酸对斜纹夜蛾幼虫的急性致死作用 (Pavela, 2014)。檀香 *Santalum album* 油使西维因对埃及伊蚊的致死中浓度降低至 0.23 mg/L (Tong and Bloomquist, 2013)。目前, 多效复合提取物仍然是害虫防治应用中的重点, 富含萜类、多酚类、生物碱等化合物的植物是研发植物源药剂的优先选择对象。

3.2 应用效果的影响因素

植物提取物在害虫生殖发育方面的防控效果取决于植物活性成分的组成及浓度, 植物的种类、部位是决定其活性成分组成与浓度的关键因素。

研究表明车桑子 *Dodonaea viscosa* 乙醇提取物在降低家蝇 *Musca domestica* 子代的雌性比例方面活性明显, 而相同条件下梔子 *Gardenia jasminoides* 乙醇提取物则显著延长家蝇幼虫的发育历期 (Ahmed *et al.*, 2013)。端心木 *Duguetia lanceolata* 树皮、茎叶、果实等的提取物对草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 杀虫活性的研究表明, 其树皮提取物由于存在 2, 4, 5-三甲氧基苯乙烯而具有显著的幼虫毒杀效果 (Alves *et al.*, 2016)。

植物提取物的防控效果受到提取溶剂、提取工艺、应用剂型等多种因素的影响。常用于制备提取物的有机溶剂包括正己烷、甲醇、乙醇、丙酮、乙酸乙酯、石油醚等, 不同溶剂的植物提取物对昆虫生殖的干扰效果具有差异性 (Ramkumar *et al.*, 2019)。以甲醇为溶剂的青葙 *Celosia argentea* 叶片提取物对棕榈害虫红脉穗螟 *Tirathaba rufivena* 蛹的发育抑制率最大, 蛹重与蛹长的抑制率均达到 29% 以上, 而同等条件下以正丁醇、石油醚为溶剂的青葙叶片提取物对其蛹的发育则均无显著的影响 (吕朝军等, 2015)。植物的甲醇、乙酸乙酯、正己烷提取物对埃及伊蚊、致倦库蚊的生殖干扰研究中, 正己烷提取物对两种蚊虫的杀卵活性与产卵驱避的效果最为显著 (Reegan, 2015)。因此, 溶剂是植物提取物作用效果的重要因素。溶剂体系与提取工艺也影响活性成分的药效持效期, 例如当蒸发浓缩温度达到 40℃ 及以上时, 细胞增殖抑制剂鱼藤酮的降解率显著降低 (俞泉和胡一鸿, 2019)。此外, 植物提取物的应用剂型影响其活性的发挥。目前已有的研究均表明乳油制剂是保持植物提取物活性的优良剂型, 例如 2% 川楝素乳油制剂对苹果黄蚜 *Aphis citricola*、小菜蛾药后 7 d 的防效均达到 85%, 其药效明显优于水乳剂、微乳剂、可溶液剂与可湿性粉剂 (周一万等, 2018); 10% 苦皮藤 *Celastrus angulatus* 与黄荆 *Vitex negundo* 的乳油制剂对菜青虫 *Pieris rapae*、茶尺蠖 *Ectropis oblique* 的田间防效均达到 80% (刘雨晴等, 2018)。

4 小结与展望

植物活性物质普遍存在于植物的根、叶、花、种子等器官中, 对昆虫的生殖及生长发育具有显著的干扰作用。目前利用植物活性物质的驱避、熏蒸、引诱等作用, 已将其广泛应用于多种害虫

的防治 (You *et al.*, 2020)。植物的活性成分及其防效随着植物与昆虫的协同进化关系而变化, 部分活性物质甚至能够通过调节基因的表达来增强昆虫子代对活性物质的敏感性, 在一定程度上延长了昆虫的抗性演化期 (Akami *et al.*, 2019)。但是, 植物粗提物往往存在有效成分含量低、稳定性差、特异性不强等问题, 而且种属及自然地理环境等因素也会直接影响植物活性成分及其防效。这些因素增大了对植物复合活性成分进行鉴定、定量检测及结构分析等研究的难度, 使植物源活性物质在提高靶点的精准性、非目标生物的安全性等方面的研究存在一定的局限性 (Attia *et al.*, 2013), 所以分离纯化植物活性成分并对其进行分子结构分析, 进一步完善并细化植物指纹化学图谱, 成为应用植物活性物质的关键。其次, 昆虫的生殖调控网络复杂, 昆虫生殖发育的调控机制、对异源物质的抗性机制等研究是研发昆虫生殖抑制剂的基础, 其中内分泌激素、营养等调控方式受到广泛的关注。同时, 新一代测序技术、转基因技术以及多组学的发展促进了昆虫生长发育节点、与激素等信号通路相关的元件与因子的研究, 能够在一定程度上扩充植物源生殖干扰物的特异性靶点数据库 (Smagghe *et al.*, 2019)。此外, 基因沉默、基因编辑等生物技术在植物源活性物质对害虫的防控方面具有推动作用, 能够基于目标害虫的生理异常提高植物源活性物质的靶向性与高效性。因此, 植物活性物质的特性与昆虫生殖的调控机理等方面的深入研究, 将在有害生物综合治理或安全防控中发挥重要作用, 也是未来一个重要的研究方向。

参考文献 (References)

- Abd-Elhady HK. Insecticidal activity and chemical composition of essential oil from *Artemisia judaica* L. against *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae) [J]. *Journal of Plant Protection Research*, 2012, 52 (3): 347–352.
- Ahmed S, Malik H, Riaz MA, *et al.* Influence of plant extracts on the life history and population development of house fly, *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) [J]. *Pakistan Journal of Zoology*, 2013, 45 (2): 345–349.
- Akami M, Njintang NY, Gbaye O, *et al.* Comparative expression of two detoxification genes by *Callosobruchus maculatus* in response to dichlorvos and *Lippia adoensis* essential oil treatments [J]. *Journal of Pest Science*, 2019, 92 (2): 665–676.
- Alves DS, Machado ART, Campos VAC, *et al.* Selection of annonaceae species for the control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and metabolic profiling of *Duguetia lanceolata* using nuclear magnetic resonance spectroscopy [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2016, 109 (2): 649–659.
- Andrade-Silva ACR, Nascimento FS. Reproductive regulation in an orchid bee: Social context, fertility and chemical signalling [J]. *Animal Behaviour*, 2015, 106: 43–49.
- Anshul N, Kalra A, Singh D. Biological effect of sweet wormwood, *Artemisia annua* methanol extracts and essential oil against *Helicoverpa armigera* Hub. (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 2014, 2 (6): 304–307.
- Attia S, Grissa KL, Lognay G, *et al.* A review of the major biological approaches to control the worldwide pest *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) with special reference to natural pesticides [J]. *Journal of Pest Science*, 2013, 86 (3): 361–386.
- Bovornnanthadej T, Boonsoong B, Taylor D, *et al.* Effect of thymol on reproductive biology of *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Communications in Agricultural & Applied Biological Sciences*, 2013, 78 (2): 311–315.
- Chowański S, Adamski Z, Marciniak P, *et al.* A review of bioinsecticidal activity of *Solanaceae* alkaloids [J]. *Toxins*, 2016, 8 (3): 60.
- Delkhon S, Fahim M, Hosseinzadeh J, *et al.* Effect of lemon essential oil on the developmental stages of *Trialeurodes vaporariorum* West (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2013, 46 (5): 569–574.
- Doolittle M, Raina A, Lax A, *et al.* Effect of natural products on gut microbes in Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* [J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2007, 59 (1): 69–71.
- Doungchawee J, Kulsing C, Suekaew N, *et al.* Volatile chemical composition, antibacterial and antifungal activities of extracts from different parts of *Globba schomburgkii* Hook. f [J]. *Chemistry & Biodiversity*, 2019, 16 (5): e1900057.
- Fatima R, Morrell JJ. Ability of plant-derived oils to inhibit dampwood termite (*Zootermopsis augusticollis*) activity [J]. *Maderas Ciencia Y Tecnologia*, 2015, 17 (3): 685–690.
- Felipe B-E, Marie B, Kiyoshi N, *et al.* Plant odor and sex pheromone are integral elements of specific mate recognition in an insect herbivore [J]. *Evolution*, 2018, 72 (10): 2225–2233.
- Gahukar RT. Management of pests and diseases of important tropical/subtropical medicinal and aromatic plants: A review [J]. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 2018, 9: 1–18.
- Ge Y, Liu P, Yang R, *et al.* Insecticidal constituents and activity of alkaloids from *Cynanchum mongolicum* [J]. *Molecules*, 2015, 20 (9): 17483–17492.
- Granados-Echegoyen C, Pérez-Pacheco R, Alonso-Hernández N, *et al.* Chemical characterization and mosquito larvicidal activity of essential oil from leaves of *Persea americana* Mill (Lauraceae) against *Culex quinquefasciatus* (Say) [J]. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 2015, 5 (6): 463–467.
- Gulia-Nuss M, Robertson AE, Brown MR, *et al.* Insulin-like peptides

- and the target of rapamycin pathway coordinately regulate blood digestion and egg maturation in the mosquito *Aedes aegypti* [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (5): e20401.
- Guo CL, Qin LY, Wan SQ, *et al.* Insecticidal activity and identification of the active ingredients of *Clausena lansium* seed extracts against larval *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (8): 839–845. [郭成林, 覃柳燕, 万树青, 等. 黄皮种子提取物对斜纹夜蛾幼虫的杀虫活性及有效成分鉴定 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (8): 839–845]
- Guo H, Yang M, Qi Q. Insecticidal and antifeedant effects of two alkaloids from *Cynanchum komarovii* against larvae of *Plutella xylostella* L [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2014, 138 (1–2): 133–140.
- Gupta A, Sharma S, Naik SN. Biopesticidal value of selected essential oils against pathogenic fungus, termites, and nematodes [J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2011, 65 (5): 703–707.
- Hansen IA, Attardo GM, Rodriguez SD, *et al.* Four-way regulation of mosquito yolk protein precursor genes by juvenile hormone-, ecdysone-, nutrient-, and insulin-like peptide signaling pathways [J]. *Frontiers in physiology*, 2014, 5: 103.
- Haratym W, Weryszko-Chmielewska E. Ultrastructural and histochemical analysis of glandular trichomes of *Marrubium vulgare* L. (Lamiaceae) [J]. *Flora*, 2017, 231: 11–20.
- He XY. Terpenoid Substances Effect on the Biological Activity of the *Monochamus Alternates* Hope and Pine Wood Nematode [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2017. [何玄玉. 萜类物质对松墨天牛及松材线虫生物活性的影响 [D]. 南京: 南京林业大学, 2017]
- Hua RS, Qi ZL, Shi LG. Advance of insect mating factor [J]. *Bulletin of Science and Technology*, 2010, 26 (4): 556–559. [华荣胜, 戚志良, 时连根. 昆虫交配因子的研究进展 [J]. 科技通报, 2010, 26 (4): 556–559]
- Ikbāl C, Pavela R. Essential oils as active ingredients of botanical insecticides against aphids [J]. *Journal of Pest Science*, 2019, 92: 971–986.
- Jactel H, Birgersson G, Andersson S, *et al.* Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth [J]. *Oecologia*, 2011, 166 (3): 703–711.
- Jadhav DR, Mallikarjuna N, Rathore A, *et al.* Effect of some flavonoids on survival and development of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Spodoptera litura* (Fab) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Asian Journal of Agricultural Sciences*, 2012, 4 (4): 298–307.
- Jindra M, Palli SR, Riddiford LM. The juvenile hormone signaling pathway in insect development [J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58 (1): 181–204.
- Kayesth S, Kumar S, Shazad M, *et al.* Effects of hexane extract of *Lantana camara* leaves on reproductive bioactivities of *Dysdercus koenigii* Fabricius (Heteroptera: Pyrrhocoridae) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019.
- Khan S, Shan MM, Ahmad R, *et al.* The insecticidal potential of botanical extracts for management of Peach fruit fly, *Bactrocera zonata* Saunders, 1842 (Diptera: Tephritidae) [J]. *Turkish Journal of Entomology*, 2016, 40 (4): 445–453.
- Koul O, Singh R, Kaur B, *et al.* Comparative study on the behavioral response and acute toxicity of some essential oil compounds and their binary mixtures to larvae of *Helicoverpa armigera*, *Spodoptera litura* and *Chilo partellus* [J]. *Industrial Crops and Products*, 2013, 49: 428–436.
- Kuzuhara T, Sei Y, Yamaguchi K, *et al.* DNA and RNA as new binding targets of green tea catechins [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2006, 281 (25): 17446–17456.
- Lee SH, Oh HW, Fang Y, *et al.* Identification of plant compounds that disrupt the insect juvenile hormone receptor complex [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112 (6): 1733–1738.
- Li YZ, Yang HJ, Xu HH, *et al.* Effect of 12a-hydroxyrotenone on the fecundity of *Prodenia litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) and its mechanisms [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2009, 52 (3): 267–273. [李有志, 杨海君, 徐汉虹, 等. 12a-羟基鱼藤酮对斜纹夜蛾生殖力的影响及其作用机理 [J]. 昆虫学报, 2009, 52 (3): 267–273]
- Liebig J. Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. In: Blomquist GJ, Bagnères AG, eds. *Insect Hydrocarbons Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology* [C]. England: Cambridge University Press. 2010: 254–281.
- Liu FL. Secondary Metabolites in Nectar and Their Effects on Pollination [D]. Shanghai: Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, 2004. [刘方邻. 花蜜中次生代谢物质及其对传粉的影响 [D]. 上海: 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 2004]
- Liu H, Zhu CY, Zhang MX, *et al.* Bioactivity of extracts of *Momordica charantia* leaves against *Ostrinia furnacalis* and their cytotoxicity to *Spodoptera litura* ovary cells [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2014, 51 (1): 212–220. [刘欢, 朱春亚, 张茂新, 等. 苦瓜叶提取物对亚洲玉米螟的生物活性及对斜纹夜蛾卵巢细胞的毒力 [J]. 应用昆虫学报, 2014, 51 (1): 212–220]
- Liu J, Shi RW. Effects of plant volatile compounds on honeybee queen pheromone: A quantum chemistry study [J]. *Journal of Environment Entomology*, 2016, 38 (2): 424–430. [刘靖, 史荣卫. 丁香油酚和乙酸香茅酯对蜂王信息素活性的影响: 量子化学研究 [J]. 环境昆虫学报, 2016, 38 (2): 424–430]
- Liu YQ, Fan Y, Jing BN, *et al.* Synergistic effects of natural actinine and natural xanthine on *Pieris rapae* and *Ectropis oblique* hypulina Wehrli [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46 (2): 63–66. [刘雨晴, 范毅, 景炳年, 等. 天然苦皮藤素与天然黄荆素对菜青虫和茶尺蠖的联合增效作用 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46 (2): 63–66]
- Lomonaco D, Santiago GMP, Ferreira YS, *et al.* Study of technical CNSL and its main components as new green larvicides [J]. *Green Chemistry*, 2009, 11 (1): 31–33.

- Lopez TE, Pham HM, Barbour J, *et al.* The impact of green tea polyphenols on development and reproduction in *Drosophila melanogaster* [J]. *Journal of Functional Foods*, 2016, 20: 556 – 566.
- Lu CJ, Zhong BZ, Wu HX, *et al.* Effects of leaf extracts of the invasive plant *Celosia argentea* L. on body mass and pupal development of *Tirathaba rufivena* Walker [J]. *Journal of Biosafety*, 2015, 24 (3): 244 – 247. [吕朝军, 钟宝珠, 吴海霞, 等. 入侵植物青葙叶片提取物对红脉穗螟体重及蛹发育的影响 [J]. 生物安全学报, 2015, 24 (3): 244 – 247]
- Lu X, Weng H, Li C, *et al.* Efficacy of essential oil from *Mosla chinensis* Maxim. cv. Jiangxiangru and its three main components against insect pests [J]. *Industrial Crops and Products*, 2020, 147: 112237.
- Luo JF, Liu H, Guo ZJ, *et al.* Inhibition of cellular proliferation and induction of necrosis in Ofh cells of *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae) by momordicin I and charantin B [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (10): 1093 – 1102. [罗剑峰, 刘欢, 郭子俊, 等. 苦瓜素 I 和苦瓜苷 B 对亚洲玉米螟 Ofh 细胞的增殖抑制和致坏死作用 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (10): 1093 – 1102]
- Luo Y, Zhang MX, Ling B. Effects of ethyl acetate extracts of *Momordica charantia* leaves on digestive enzymes of *Spodoptera litura* (Fabricius) [J]. *Journal of Environment Entomology*, 2012, 34 (3): 289 – 294. [骆颖, 张茂新, 凌冰. 苦瓜叶乙酸乙酯萃取物对斜纹夜蛾消化酶活性的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2012, 34 (3): 289 – 294]
- Ma M. Study on Molecular Mechanisms of Mating Disruption of *Sitotroga cerealella* by Active Substances from Garlic Essential Oil [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016. [马敏. 大蒜精油活性物质干扰麦蛾交配的分子机理研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2016]
- Maistrello L, Henderson G, Laine RA. Comparative effects of vetiver oil, nootkatone and disodium octaborate tetrahydrate on *Coptotermes formosanus* and its symbiotic fauna [J]. *Pest Management Science*, 2003, 59 (1): 58 – 68.
- Mann RS, Kaufman PE. Natural product pesticides: Their development, delivery and use against insect vectors [J]. *Mini Reviews in Organic Chemistry*, 2012, 9 (2): 185 – 202.
- Muema JM, Bargul JL, Nyanjom SG, *et al.* Potential of *Camellia sinensis* proanthocyanidins – rich fraction for controlling malaria mosquito populations through disruption of larval development [J]. *Parasites & Vectors*, 2016, 9 (1): 512.
- Muema JM, Nyanjom SG, Mutunga JM, *et al.* Green tea proanthocyanidins cause impairment of hormone – regulated larval development and reproductive fitness via repression of juvenile hormone acid methyltransferase, insulin – like peptide and cytochrome P450 genes in *Anopheles gambiae* sensu stricto [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12 (3): e0173564.
- Mumoki FN, Pirk CWW, Yusuf AA, *et al.* Reproductive parasitism by worker honey bees suppressed by queens through regulation of worker mandibular secretions [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 7701.
- Oulhaci CM, Denis B, Kilani – Morakchi S, *et al.* Azadirachtin effects on mating success, gametic abnormalities and progeny survival in *Drosophila melanogaster* (Diptera) [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74 (1): 174 – 180.
- Pandey A, Chattopadhyay P, Banerjee S, *et al.* Antitermitic activity of plant essential oils and their major constituents against termite *Odontotermes assamensis* Holmgren (Isoptera: Termitidae) of North East India [J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2012, 75: 63 – 67.
- Pardede A, Adfa M, Kusnanda AJ, *et al.* Chemical constituents of *Coreopsis lanceolata* stems and their antitermitic activity against the subterranean termite *Coptotermes curvignathus* [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111 (2): 803 – 807.
- Pavela R. Acute, synergistic and antagonistic effects of some aromatic compounds on the *Spodoptera littoralis* Boisd. (Lep., Noctuidae) larvae [J]. *Industrial Crops and Products*, 2014, 60: 247 – 258.
- Pavela R. Essential oils for the development of eco – friendly mosquito larvicides: A review [J]. *Industrial Crops and Products*, 2015, 76: 174 – 187.
- Radha R, Susheela P. Efficacy of plant extracts on the toxicity, ovipositional deterrence and damage assessment of the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) [J]. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 2014, 2 (3): 16 – 20.
- Ramkumar G, Karthi S, Shivakumar MS, *et al.* *Culex quinquefasciatus* egg membrane alteration and ovicidal activity of *Cipadessa baccifera* (Roth) plant extracts compared to synthetic insect growth regulators [J]. *Research and Reports in Tropical Medicine*, 2019, 10: 145 – 151.
- Rattan RS. Mechanism of action of insecticidal secondary metabolites of plant origin [J]. *Crop Protection*, 2010, 29 (9): 913 – 920.
- Reegan AD, Gandhi MR, Paulraj MG, *et al.* Ovicidal and oviposition deterrent activities of medicinal plant extracts against *Aedes aegypti* L. and *Culex quinquefasciatus* say mosquitoes (Diptera: Culicidae) [J]. *Osong Public Health & Research Perspectives*, 2015, 6 (1): 64 – 69.
- Ren SL, Sun XX, Xue X, *et al.* The distribution, detection and reproductive manipulation of *Cardinium* in its arthropod hosts [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2013, 35 (4): 486 – 493. [任素丽, 孙秀新, 薛夏, 等. 共生菌 *Cardinium* 在宿主体内的分布、检测及其生殖调控作用 [J]. 环境昆虫学报, 2013, 35 (4): 486 – 493]
- Rizvi SAH, Ling S, Tian F, *et al.* Toxicity and enzyme inhibition activities of the essential oil and dominant constituents derived from *Artemisia absinthium* L. against adult Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) [J]. *Industrial Crops and Products*, 2018, 121: 468 – 475.
- Roy S, Saha TT, Zou Z, *et al.* Regulatory pathways controlling female insect reproduction [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63: 489 – 511.
- Schmidt – Büsser D, Arx MV, Guerin PM. Host plant volatiles serve to

- increase the response of male European grape berry moths, *Eupoecilia ambiguella*, to their sex pheromone [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2009, 195 (9): 853–864.
- Shan HW, Luan JB, Liu YQ, *et al.* The inherited bacterial symbiont *Hamiltonella* influences the sex ratio of an insect host [J]. *Proceedings. Biological Sciences*, 2019, 286 (1915): 20191677.
- Shen WS, Chen P, Chen P. Research advances in the effects of biogenic amines on insect reproduction [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2018, 26 (11): 1979–1988. [申王尚, 陈鹏, 陈萍. 生物胺对昆虫生殖影响的研究进展 [J]. 农业生物技术学报, 2018, 26 (11): 1979–1988]
- Sheng ZT, Xu JJ, Bai H, *et al.* Juvenile hormone regulates vitellogenin gene expression through insulin-like peptide signaling pathway in the red flour beetle, *Tribolium castaneum* [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286 (49): 41924–41936.
- Sinan KI, Saftić L, Peršurić Ž, *et al.* A comparative study of the chemical composition, biological and multivariate analysis of *Crotalaria retusa* L. stem barks, fruits, and flowers obtained via different extraction protocols [J]. *South African Journal of Botany*, 2020: 128.
- Singh R, Koul O, Rup PJ, *et al.* Oviposition and feeding behavior of the maize borer, *Chilo partellus*, in response to eight essential oil allelochemicals [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2011, 138 (1): 55–64.
- Smagghe G, Zotti M, Retnakaran A. Targeting female reproduction in insects with biorational insecticides for pest management: A critical review with suggestions for future research [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2019, 31: 65–69.
- Souza CMD, Baldin ELL, Ribeiro LDP, *et al.* Antifeedant and growth inhibitory effects of Annonaceae derivatives on *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. *Crop Protection*, 2019, 121: 45–50.
- Sun HX. Studies of Effect of Plant Essential Oils on Contact Toxicity of Several Insecticide and Their Synergism Mechanism [D]. Fuzhou: Fujian agriculture and forestry university, 2008. [孙红霞. 植物精油对几种杀虫剂触杀毒力的影响及增效机理的研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2008]
- Szolyga B, Gniłka R, Szczepanik M, *et al.* Chemical composition and insecticidal activity of *Thuja occidentalis* and *Tanacetum vulgare* essential oils against larvae of the lesser mealworm, *Alphitobius diaperinus* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2014, 151 (1): 1–10.
- Tak J-H, Isman MB. Enhanced cuticular penetration as the mechanism of synergy for the major constituents of thyme essential oil in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* [J]. *Industrial Crops and Products*, 2017, 101: 29–35.
- Tak J-H, Jovel E, Isman MB. Comparative and synergistic activity of *Rosmarinus officinalis* L. essential oil constituents against the larvae and an ovarian cell line of the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (3): 474–480.
- Tayal M, Somavat P, Rodriguez I, *et al.* Polyphenol-rich purple corn pericarp extract adversely impacts herbivore growth and development [J]. *Insects*, 2020, 11: 98.
- Timmel MA, Byl JAW, Osheroff N. Epimerization of green tea catechins during brewing does not affect the ability to poison human type II topoisomerases [J]. *Chemical Research in Toxicology*, 2013, 26 (4): 622–628.
- Tiwari R, Rana C. Plant secondary metabolites: A review [J]. *International Journal of Engineering Research and General Science*, 2015, 3 (5): 661–670.
- Tong F, Bloomquist JR. Plant essential oils affect the toxicities of carbaryl and permethrin against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) [J]. *Journal of Medical Entomology*, 2013, 50 (4): 826–832.
- Wan NF, Chen XQ, Ji XY, *et al.* Sublethal effects of *Angelica sinensis* and *Ricinus communis* extracts on the growth, development and fecundity of *Spodoptera exigua* Hübner [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21 (9): 1135–1141. [万年峰, 陈晓晓, 季香云, 等. 当归和蓖麻乙醇提取液对甜菜夜蛾生长发育和繁殖的亚致死效应 [J]. 中国生态农业学报, 2013, 21 (9): 1135–1141]
- Wang F, Liu C, He J, *et al.* Synergism of essential oil d-limonene with imidacloprid and its mechanisms [J]. *China Plant Protection*, 2019, 39 (11): 23–25, 58. [王芳, 刘畅, 何嘉, 等. 植物精油 d-柠檬烯对吡虫啉增效作用及其机制 [J]. 中国植保导刊, 2019, 39 (11): 23–25, 58]
- Wang SB, Qu S. Insect symbionts and their potential application in pest and vector-borne disease control [J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2017, 32 (8): 863–872. [王四宝, 曲爽. 昆虫共生菌及其在病虫害防控中的应用前景 [J]. 中国科学院院刊, 2017, 32 (8): 863–872]
- Wang XL, Wang YT, Duan LQ, *et al.* Effects of four plant phenolics on the growth and development and fecundity of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 57 (7): 831–836. [王晓丽, 王予彤, 段立清, 等. 四种植物酚类物质对舞毒蛾生长发育及繁殖的影响 [J]. 昆虫学报, 2016, 57 (7): 831–836]
- Xie YJ. Studies on Chemical Composition and Insecticidal Activity Against *Reticulitermes chinensis* Snyder of *Cryptomeria fortunei* Essential Oil [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013. [谢永坚. 柳杉精油化学成分及其对黑胸白蚁的毒杀活性研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013]
- Xu H, Turlings TCJ. Plant volatiles as mate-finding cues for insects [J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 23 (2): 100–111.
- Yamashita Y, Suzuki C, Uchiyama Y, *et al.* Infertility caused by inefficient apoptotic germ cell clearance in *Xkr8*-deficient male mice [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2020, 40 (3): e00402–00419.
- Yang GM, Zhi JR, Li SX, *et al.* Sublethal effects of spinetoram and azadirachtin on development and reproduction of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27 (11): 3698–3704. [杨广明, 邹军锐, 李顺欣, 等. 乙基多杀菌素和印楝素对西花蓟马生长发育及繁殖的亚致死

- 效应 [J]. 应用生态学报, 2016, 27 (11): 3698–3704]
- Yang XR, Wang ZN, Jiang HL, *et al.* The effect of *Artemisia argyi* essential oil on the *Trichogramma ostrinae* and their combined effect on the *Corcyra cephalonica* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (3): 619–625. [杨小蓉, 王智楠, 江浩林, 等. 艾叶精油对玉米螟赤眼蜂的影响及两者对米蛾的联合作用 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (3): 619–625]
- Ye X. New directions for the development of botanical pesticides [J]. *World Pesticides*, 2018, 40 (1): 1–10. [叶萱. 植物源杀虫剂发展新方向 [J]. 世界农药, 2018, 40 (1): 1–10]
- You P, Jia JQ, Li ZQ. Sublethal doses of essential oils impact growth and esterase levels in German cockroach (Blattodea: Ectobiidae) with and without symbiotic bacteria [J]. *Journal of Entomological Science*, 2020, 55 (2): 273–285.
- Yu Q, Hu YH. Extraction and insecticidal effect of rotenone [J]. *Chinese Entomology Research*, 2019, 15: 102–107. [俞泉, 胡一鸿. 鱼藤酮的提取和应用概述 [J]. 华中昆虫研究, 2019, 15: 102–107]
- Zengin G, Uğurlu A, Baloglu MC, *et al.* Chemical fingerprints, antioxidant, enzyme inhibitory, and cell assays of three extracts obtained from *Sideritis ozturkii* Aytaç & Aksoy: An endemic plant from turkey [J]. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 2019, 171: 118–125.
- Zhang XG, Li X, Sun XX, *et al.* Effect of plant volatiles on moth sex pheromone [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (6): 1333–1344. [张秀歌, 李祥, 孙小旭, 等. 植物挥发物对蛾类昆虫性信息素的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2015, 52 (6): 1333–1344]
- Zhao A, Yuan X, Hu D, *et al.* The effect of host plant on the development and larval midgut protease activity of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Phytoparasitica*, 2019, 47 (4): 475–483.
- Zhou YW, Li H, Feng JT. Preliminary study on the relationship between bioactivity and formulation of toosendanin [J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2018, 41 (4): 6–11. [周一万, 李海, 冯俊涛. 川楝素制剂剂型与生物活性关系初步研究 [J]. 河北农业大学学报, 2018, 41 (4): 6–11]