

两近缘种夜蛾对低浓度烟草挥发物的触角电位反应

付晓伟, 郭线茹*, 罗梅浩, 原国辉, 范保银, 范一霖

(河南农业大学植物保护学院, 河南 郑州 450002)

摘要: 寡食性的烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* (Guenée) 和广食性的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 是实夜蛾属的 2 近缘种昆虫, 在它们的寄主植物中, 只有烟草为其共同寄主, 为明确它们对烟草挥发物嗅觉感受能力的差异, 测定了这 2 种夜蛾的处女雌蛾、交配雌蛾及雄蛾对 20 种低浓度 (1.0×10^{-5} mol·L⁻¹) 烟草挥发物的触角电位反应, 并对其中 6 种化合物进行了剂量反应测定, 结果表明, (1) 2 种夜蛾对测试化合物均可产生 EAG 反应且反应趋势相似: 对植物中普遍存在的绿叶气味、脂肪族和芳香族化合物的反应显著高于具有烟草“种”特异性的单萜类、倍半萜类和杂环化合物, 表明 2 种夜蛾远距离定向时, 对植物“种”的辨识能力均较差。 (2) 2 种夜蛾对脂肪族 C₆ 化合物的 EAG 反应最强, 碳链延长或缩短都会导致反应强度的降低。 (3) 烟夜蛾对大多数化合物的 EAG 反应大于棉铃虫, 表明在远距离寄主定向时其嗅觉感受器对寄主挥发物的感受能力强于棉铃虫。 (4) 烟夜蛾交配雌蛾对 β-水芹烯和桧烯的 EAG 反应高于其处女雌蛾和雄蛾, 除此之外 2 种夜蛾的 EAG 反应未见显著的性别差异, 推测 β-水芹烯和桧烯可能是烟夜蛾在烟草上产卵的“信号”物质。 (5) 剂量反应曲线表明, 在测试的浓度范围内, 2 种夜蛾对 6 种类型化合物的 EAG 反应强度与其浓度呈正相关, 且均未达到饱和。由此可知, 与棉铃虫相比, 烟夜蛾嗅觉神经系统在其寄主定向行为中所起的作用更重要、也更专化。

关键词: 近缘种; 棉铃虫; 烟夜蛾; 烟草挥发物; 触角电位; 化学通讯; 寄主定向

文章编号: 1000-0933(2009)06-2962-09 中图分类号: Q143, Q965, Q968 文献标识码: A

Electroantennogram responses of two sibling *Helicoverpa* species to tobacco plant volatile compounds at a lower concentration

FU Xiao-Wei, GUO Xian-Ru *, LUO Mei-Hao, YUAN Guo-Hui, FAN Bao-Yin, FAN Yi-Lin

College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29 (6): 2962 ~ 2970.

Abstract: Oligophagous *Helicoverpa assulta* (Guenée) and polyphagous *H. armigera* (Hübner) are two sibling species. Among their host plants, tobacco is the only one they share and coexist on. In order to further understand the ability difference in their olfactory orientation to tobacco volatiles, electroantennograms (EAG) were recorded from virgin and mated females, as well as males, of the two sibling species in responses to 20 tobacco volatile compounds at a low concentration (1.0×10^{-5} mol·L⁻¹), and EAG dose-response curves were also constructed for 6 compounds. The results showed that: (1) Both *H. assulta* and *H. armigera* elicited similar EAG responses to the tested compounds, i. e., both species were more sensitive to the general odor compounds, such as green leaf volatiles, aliphatic and aromatic compounds, than to the specific odor components of tobacco, such as monoterpenes, sesquiterpenes and heterocyclic compounds, suggesting that both species have the weak capability in distinguishing specific plant species from a distance. (2) The EAG responses of both insect species were maximal to the C₆ aliphatic compounds, and declined as the carbon chain-length of compounds increased or decreased. (3) *H. assulta* elicited higher EAG responses to the most tested compounds than *H. armigera*, indicating that the olfactory sensilla of *H. assulta* are more sensitive to the host volatile compounds than *H. armigera* in their host orientation from a long distance. (4) In general, there were no significant sexual differences in their

基金项目: 河南省杰出青年科学基金资助项目(074100510013)

收稿日期: 2008-03-11; 修订日期: 2008-07-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xrguod@sina.com

EAGs of the two sibling species, but the mated females of *H. assulta* elicited stronger EAG responses to β -phellandrene and sabinene hydrate than virgin females or males, implying that β -phellandrene and sabinene hydrate might be the ovipositional semiochemicals of *H. assulta* on tobacco plants. (5) The result of EAG dose-response curves indicated that EAG responses of both insect species were dose-dependent to 6 types of compounds in the tested concentration range, far from their maximum responses. In conclusion, these results indicated that the olfactory neural system of *H. assulta* is more specialized and plays more important roles in host orientation behaviors than that of *H. armigera*.

Key Words: sibling species; *Helicoverpa armigera*; *H. assulta*; tobacco plant volatiles; electroantennogram (EAG); chemical communication; host orientation

昆虫种群的兴衰主要取决于能否找到合适的寄主植物和获得足够的营养,在其与植物的协同进化过程中,为了避免因误食而造成的中毒或营养不良,昆虫进化出了对寄主准确的辨识能力和定向行为,从而形成了特定的寄主范围^[1]。昆虫主要是通过触角上特定的嗅觉感受器探测植物的化学指纹图谱,并对与其生存和生殖有关的气味分子进行“质”和“量”的编码,最后经一系列的“反应行为链(Reaction Chain)”完成对寄主取食、产卵等的定向^[2],在此过程中植物的挥发性次生物质起着重要作用,如马铃薯叶片气味对马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)有极强的引诱作用^[3],松枝释放出 α -蒎烯和 β -蒎烯可引诱云杉卷叶蛾(*Choristoneura fumiferana*)在其上产卵^[4],薇甘菊提取物则对橘全爪叶螨(*Panonychus citri*)的产卵有较强的驱避作用^[5]等。一般认为,在低浓度下使昆虫产生反应的化合物对昆虫的远距离寄主定向起主要作用,而在高浓度下产生反应的化合物则对昆虫的近距离寄主定向更为重要^[6, 7],同时,寄主范围窄的昆虫主要通过植物挥发物的种类来识别寄主,而寄主范围广的昆虫则能通过挥发物各组分的含量差异来识别寄主^[1]。因此,探讨广食性和寡食性昆虫对寄主植物远距离和近距离定向能力的差异,对于明确昆虫嗅觉感受和寄主辨识的内在机理、揭示昆虫与寄主植物间的化学通讯机制,进而为寻找新的害虫生态防治途径有着重要意义。

烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* (Guenée) 和棉铃虫 *H. armigera* (Hübner) 是实夜蛾属 2 近缘种昆虫,也是我国农业生产上的重要害虫,寡食性的烟夜蛾只取食茄科的少数几种植物如烟草和辣椒^[8],而广食性的棉铃虫,其寄主植物多达 30 余科 200 多种^[9],这 2 种夜蛾有着极近的亲缘关系和相似的取食行为,但寄主范围却截然不同,为研究昆虫与植物间的协同进化提供了理想素材。触角是昆虫主要的嗅觉器官,其外周神经系统对气味化合物的电生理反应可通过触角电位(electroantennogram, EAG)技术进行测定,EAG 技术已成为快速检测昆虫对气味化合物反应活性的重要生物测定方法^[10],通过 EAG 反应谱,可以明确昆虫触角上特定嗅觉感受器的敏感性及其相对丰度,对于鉴定具有潜在行为活性的化合物极有帮助,这种方法的有效性和实用性早已得到广泛证实^[11, 12]。

在烟夜蛾和棉铃虫的寄主植物中,只有烟草为二者的共同寄主,也唯独在烟草上它们可以稳定共存,二者在烟田的发生时间相互重叠,对烟株叶位的选择大体一致,对烟草空间、时间资源的利用程度很相近,且种间竞争小于各自的种内竞争^[13, 14]。研究中发现,这 2 种夜蛾对烟草挥发物的行为反应明显不同^[14, 15],为了在嗅觉感受器的外周神经系统水平上探明这种差异产生的原因,测定了 2 种夜蛾对 20 种低浓度(1.0×10^{-5} mol·L⁻¹)和高浓度(1.0×10^{-1} mol·L⁻¹)烟草挥发物的 EAG 反应,借以分析对寄主远距离和近距离定向时,寡食性和广食性昆虫嗅觉辨识能力的差异,期望为进一步揭示昆虫选择寄主和食性形成的内在机理、改进生态调控措施和筛选害虫行为调控物质等提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试化合物

选择 20 种已报道的烟草挥发物,按其化学结构特点分为五大类,即脂肪族、芳香族、单萜、倍半萜、和杂环化合物,其中具有 6 个碳原子的醇、醛单列为绿叶气味。以石蜡油为溶剂,将各样品配成 1.0×10^{-5} mol·L⁻¹ 的溶液,贮藏于 -20℃ 的冰箱中备用。从各类型化合物中选取 1 种有代表性的样品(分别为正己醇、正辛醇、

(-)-里那醇、桧烯、糠醛、乙酸苄酯)配成 $1.0 \times 10^{-5} \sim 1.0 \times 10^{-1}$ mol·L⁻¹ 的浓度系列(浓度以 10 倍递增)进行剂量反应测试。所用样品的名称、纯度及来源见表 1。

表 1 20 种标准化合物的名称、纯度及来源

Table 1 The name, purity and source of 20 standard chemical compounds

样品名称 Compound	纯度 Purity	来源 Source
绿叶气味 Green leaves		
反-2-己烯-1-醛 E-2-hexen-1-al	≥98%	Sigma-Aldrich
顺-3-己烯-1-醇 Z-3-hexen-1-ol	≥97%	Sigma-Aldrich
正己醇 1-hexanol	分析纯 Analytic purity	上海元越化工有限公司
脂肪族化合物 Aliphatic compound		
1-戊醇 1-pentanol	分析纯 Analytic purity	武汉盛世精细化工有限公司
异戊醇 Isoamyl alcohol	分析纯 Analytic purity	武汉盛世精细化工有限公司
正辛醇 Octan-1-ol	≥99%	Sigma-Aldrich
乙酸乙酯 Ethyl acetate	分析纯 Analytic purity	天津市科密欧化学试剂开发中心
芳香化合物 Aromatic compound		
苯甲醛 Benzaldehyde	分析纯 Analytic purity	武汉盛世精细化工有限公司
β-苯乙醇 β-phenylethanol	≥99%	天津市科密欧化学试剂开发中心
苯乙酮 Acetophenone	≥99.5%	天津市福晨化学试剂厂
苯甲醇 Benzalcohol	≥99%	天津市科密欧化学试剂开发中心
水杨酸甲酯 Methyl salicylate	≥98%	中国医药集团上海化学试剂公司
乙酸苄酯 Benzyl acetate	≥98%	上海化学试剂站分装厂
丁香酚 Eugenol	≥99%	天津市科密欧化学试剂开发中心
单萜类 Monoterpene		
α-蒎烯 α-Pinene	≥99%	Sigma-Aldrich
(-)-里那醇(-)-linalool	≥95%	Sigma-Aldrich
倍半萜类 Sesquiterpene		
β-水芹烯 β-phellandrene	≥99%	Sigma-Aldrich
桧烯 Sabinene hydrate	≥98%	Sigma-Aldrich
(+)-3-蒈烯 (+)-3-carene	≥99	Fluka
杂环化合物 Heterocyclic compound		
糠醛 Furfural	≥90%	天津市科密欧化学试剂开发中心

1.2 供试昆虫

烟夜蛾和棉铃虫均采自河南农业大学科教园区的烟草田,室内用人工饲料^[16, 17]在(26 ± 1)℃、(75 ± 5)% RH 和 16L:8D 光周期的人工气候箱内连续饲养,成虫饲以 10% 的蔗糖水。选择能正常飞行的处女雌蛾(羽化后第 1 天,未取食)、交配雌蛾(羽化后第 2 ~ 3 天,已取食)和雄蛾(羽化后 2 ~ 3d,已取食)进行 EAG 测定。

1.3 触角电位测定

将成虫的一根触角由基部切下,去除端部 2 个鞭节,分别与充满 Kaissiling 溶液^[18]的参比电极和记录电极相连,电极通过银-氯化银丝与交/直流放大器(Syntech UN_06)连接,信号输出端与电脑相连,用 Spike 软件(Syntech 公司)进行数据的采集和记录。

取 20 μl 待测样品溶液,均匀滴加在 $l \times w = 6\text{cm} \times 0.5\text{cm}$ 的滤纸条上,立即将滤纸条放入巴斯德管内并用 Parafilm 膜将两端管口封好,于加样后 1 h 内进行刺激。同法以石蜡油为对照,以同浓度的反-2-己烯-1-醛为标准参照物。测试时刺激时间 0.2 s,载气流量 20 ml·min⁻¹,两次刺激间隔不少于 1 min。样品的测试顺序按随机方式进行,但测定剂量反应时,为了减少高浓度刺激引起的嗅觉适应对后续刺激的影响,按从低浓度到高浓度的次序进行测试。每个样品使用 6 根触角,每根触角重复 2 ~ 3 次。

1.4 数据分析

根据标准化合物的 EAG 反应值用 Syntech 公司提供的分析软件,对测试样品的反应值进行标准化校正,然后计算 EAG 反应相对值:

$$\text{EAG 反应相对值} = \frac{\text{样品的反应值} - \text{对照的反应值}}{\text{标准化合物的反应值} - \text{对照的反应值}}$$

烟夜蛾对 20 种测试化合物 EAG 反应的差异,以及性别间的差异均采用 Duncan's 多重分析法进行差异显著性的比较,对棉铃虫的分析与烟夜蛾相同;2 种夜蛾的种间差异用 *t*-测验进行分析比较;反应阈值采用 Li^[19] 的定义:“如果某刺激剂量下的触角电位平均值减去标准差所得的值,大于最低剂量刺激下的触角电位平均值加上标准差所得的值,那么该刺激剂量就是触角电位的反应阈值”。

2 结果与分析

2.1 对 20 种烟草挥发物的 EAG 反应

供试的 20 种标准化合物都可使 2 种夜蛾产生 EAG 反应(图 1),且反应趋势相似:对绿叶气味的 EAG 反应最高,其次是脂类和芳香族化合物,对单萜类、倍半萜类以及杂环化合物的反应均较小(表 2)。除了烟夜蛾交配雌蛾对 β -水芹烯和桧烯的 EAG 反应显著高于其处女雌蛾和雄蛾,以及棉铃虫雄蛾对乙酸乙酯的反应显

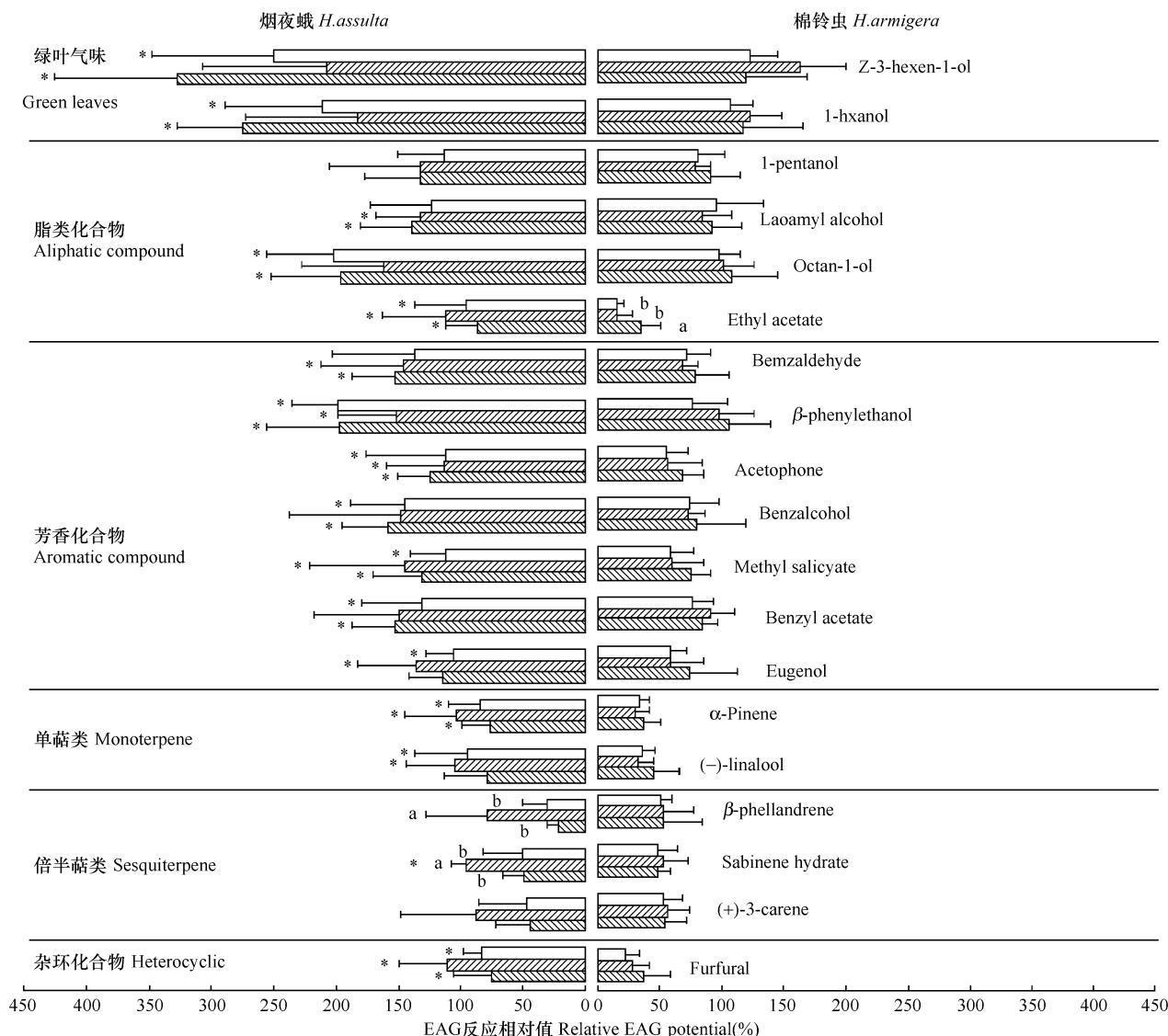


图 1 烟夜蛾和棉铃虫对 20 种烟草挥发物($1.0 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)的 EAG 反应相对值

Fig. 1 Relative EAG responses of *H. assulta* and *H. armigera* to 20 tobacco volatile compounds ($1.0 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)

□处女雌蛾 virgin female moths, □交配雌蛾 mated female moths, □雄蛾 male moths; 不同的小写字母表示性别间的差异显著($p < 0.05$) * 表示种间的差异显著($p < 0.05$) * shows significant interspecific difference by *t*-test

著高于其雌蛾外,2 种夜蛾对其余供试化合物的 EAG 反应未见性别差异(图 1)。2 种夜蛾间,烟夜蛾对大多数供试化合物的反应大于棉铃虫(表 2 和图 1)。

2.2 对脂肪族化合物的 EAG 反应

烟夜蛾的处女雌蛾、交配雌蛾和雄蛾对脂肪族化合物的 EAG 反应无显著差异,对 5 种脂肪醇的反应均显著高于酯(乙酸乙酯),其中以 6 个碳原子的绿叶气味(顺-3-己烯-1-醇、正己醇)引起的反应最强,随着碳链长度的增加(正辛醇)或减少(1-戊醇、异戊醇),触角电位反应的强度均有所减弱(表 2)。棉铃虫的 EAG 反应趋势与烟夜蛾的相似,除雄蛾对乙酸乙酯的反应显著高于处女雌蛾和交配雌蛾外,对其余 3 种脂肪族化合物和 2 种绿叶气味的 EAG 反应无显著的性别差异(图 1)。同时还可以看出,烟夜蛾和棉铃虫除了对 1-戊醇的 EAG 反应无显著差异外,对其余化合物的反应均存在着显著的种间差异,表现为烟夜蛾对其余几种脂肪族化合物的 EAG 反应高于棉铃虫(图 1)。

2.3 对芳香族化合物的 EAG 反应

烟夜蛾和棉铃虫对 7 种芳香族化合物的 EAG 反应都未表现出性别间的差异(图 1),且 2 种夜蛾对这些化合物的反应趋势很相似:对 β -苯乙醇和乙酸苄酯的 EAG 反应较强,其次是苯甲醇、苯甲醛,而对苯乙酮、乙酸苄酯和丁香酚的反应相对较弱(表 2)。2 种夜蛾间,除了处女雌蛾对苯甲醛的反应,交配雌蛾对苯甲醇和乙酸苄酯的反应,以及雄蛾对丁香酚的反应不存在显著的种间差异外(表 2),烟夜蛾对多数芳香族化合物的 EAG 反应高于棉铃虫(图 1)。

2.4 对萜类和杂环化合物的 EAG 反应

烟夜蛾交配雌蛾对 2 种倍半萜(β -水芹烯、桧烯)的 EAG 反应显著高于其处女雌蛾和雄蛾,对其它几种萜类和杂环化合物的反应则无显著的性别差异,均表现为对单萜类和杂环化合物的 EAG 反应显著高于倍半萜(图 1)。棉铃虫的处女雌蛾、交配雌蛾和雄蛾对所测试萜类和杂环化合物的 EAG 反应无显著差异,对倍半萜的反应均显著高于单萜类和杂环化合物。2 种夜蛾对倍半萜化合物的反应无显著的种间差异,但烟夜蛾对单萜和杂环化合物的反应分别显著高于棉铃虫(表 2 和图 1)。

2.5 烟夜蛾和棉铃虫对 6 种化合物的剂量反应曲线

烟夜蛾(图 2)和棉铃虫(图略)对 6 种测试化合物的剂量反应曲线基本一致,均随着刺激浓度的增大而增大,在所测的浓度范围内,2 种夜蛾的 EAG 反应均未达到饱和。

2 种夜蛾对正己醇($1.0 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)和糠醛($1.0 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)的反应阈值既无种间差异,也无性别间的差异,对正辛醇和乙酸苄酯的反应阈值虽无种间差异,但雄蛾的敏感性高于其雌蛾。烟夜蛾处女雌蛾($1.0 \times 10^{-4} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)和交配雌蛾($1.0 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)对(-)-里那醇的敏感性高于棉铃虫,但对桧烯的敏感性却小于棉铃虫($1.0 \times 10^{-2} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)。

3 小结与讨论

本研究所选用的 20 种标准化合物见于烟草属植物中,并代表着不同的化学结构类型,其中的绿叶气味、脂肪族和芳香族化合物在植物中广泛存在,但在不同植物中的含量和比例不同,称为“普通气味组分(general odor components)”,而单萜类、倍半萜类及杂环化合物则常具有植物“种”的特异性,称为“特异气味组分(specific odor components)”^[20~22],在低浓度和高浓度下测定 2 近缘种夜蛾对上述化合物的触角电位反应,可反映出远距离和近距离寄主定向时,广食性和寡食性昆虫对植物气味嗅觉感受能力的差异。本文测定了二者对低浓度($1.0 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)烟草挥发物的 EAG 反应,从中可以看出:

(1) 烟夜蛾和棉铃虫对测试的 20 种化合物均可做出 EAG 反应,表明它们可通过辨识植物的气味对寄主进行定向,而这种辨识能力在嗅觉的外周神经感受水平上具有反应的广谱性,这种广泛的感受能力可赋予 2 种夜蛾寄主定向行为的可塑性和灵活性,并使之演化出准确找到寄主植物的适应策略。

(2) 2 种夜蛾对测试化合物的触角电位反应趋势很相似,均表现出对烟草“普通气味组分”的反应显著高于具有烟草“种”特异性的气味组分,由此可推测,2 种夜蛾在远距离定向时的主要目的都是为了探测和找到

表2 烟夜蛾和棉铃虫对20种烟草挥发物(1.0×10^{-5} mol·L⁻¹)的EAG反应相对值(%)Table 2 Relative EAG potential (%) of *H. assulta* and *H. armigera* to 20 tobacco volatile compounds (1.0×10^{-5} mol·L⁻¹)

样品名称 Compound	处女雌蛾 Virgin female moths				交配雌蛾 Mated female moths				雄蛾 Male moths			
	烟夜蛾 <i>H. assulta</i>	棉铃虫 <i>H. armigera</i>										
绿叶气味 Green leaves smell												
顺-3-己烯-1-醇 Z-3-hexen-1-ol	250.62 ± 39.36 a	122.92 ± 8.89 a	207.49 ± 40.47 a	163.06 ± 15.10 a	326.80 ± 40.12 a	119.20 ± 20.14 a						
正己醇 1-hexanol	210.30 ± 31.98 a	106.89 ± 7.20 ab	182.49 ± 36.80 ab	122.92 ± 10.39 b	275.54 ± 20.73 b	116.83 ± 20.08 ab						
脂肪族化合物 Aliphatic												
1-戊醇 1-pentanol	113.52 ± 15.32 cd	81.01 ± 8.76 cde	132.91 ± 29.46 abc	77.53 ± 5.04 cdefg	133.18 ± 17.83 def	90.51 ± 9.62 abdef						
异戊醇 Isoamyl alcohol	122.83 ± 20.15 c	94.81 ± 16.32 bed	132.96 ± 14.05 abc	83.64 ± 9.57 cdef	139.15 ± 16.94 de	92.33 ± 9.83 abde						
正辛醇 Octan-1-ol	201.12 ± 22.49 ab	98.20 ± 6.96 bc	162.52 ± 26.65 abc	101.22 ± 9.99 bc	195.40 ± 23.16 c	107.74 ± 15.06 abc						
乙酸乙酯 Ethyl acetate	95.22 ± 17.17 cde	14.99 ± 2.99 j	111.39 ± 21.34 bc	15.55 ± 4.96 k	86.18 ± 10.37 efgh	35.41 ± 6.43 h						
芳香化合物 Aromatic												
苯甲醛 Benzaldehyde	137.34 ± 26.57 c	71.53 ± 7.67 defg	145.72 ± 27.16 abc	68.21 ± 5.16e fg	152.77 ± 13.79 cd	77.52 ± 11.58 cddefg						
β-苯乙醇 β-phenylethanol	198.26 ± 15.07 ab	76.12 ± 11.75 cdef	152.06 ± 18.49 abc	97.71 ± 11.58 bed	197.21 ± 23.98 c	105.25 ± 14.19 abcd						
苯乙酮 Acetophone	112.50 ± 25.79 cd	55.34 ± 17.12 fgh	114.02 ± 18.55 bc	56.91 ± 10.95 fgh	124.64 ± 10.63 defg	68.53 ± 6.89 defgh						
苯甲醇 Benzyl alcohol	145.20 ± 17.61 bc	73.69 ± 9.99 cdefg	148.31 ± 3.68 abc	72.59 ± 5.48 defg	158.64 ± 14.86 cd	79.93 ± 15.75 bedefg						
水杨酸甲酯 Methyl salicylate	112.59 ± 11.48 cd	58.85 ± 7.14 efg	145.33 ± 30.57 abc	60.82 ± 9.95 fgh	131.57 ± 15.54 def	74.69 ± 6.35 cddefgh						
乙酸苄酯 Benzyl acetate	132.16 ± 19.11 c	75.40 ± 7.41 cdef	149.90 ± 27.73 abc	91.24 ± 7.67 cde	152.58 ± 14.04 cd	83.91 ± 4.73 abdefg						
丁香酚 Eugenol	105.78 ± 9.10 cde	58.73 ± 5.40 efg	135.48 ± 19.40 abc	59.93 ± 1.05 fgh	114.93 ± 10.90 defg	73.60 ± 15.9 cddefgh						
单萜类 Monoterpene												
α-蒎烯 α-Pinene	84.31 ± 10.33 cdef	33.17 ± 3.89 ij	102.84 ± 17.16 bc	30.38 ± 4.67 ijk	75.96 ± 9.26 gh	37.87 ± 5.25 h						
(-) -里那醇(-)-linalool	94.73 ± 17.56 cde	36.14 ± 4.35 hij	104.54 ± 16.22 bc	32.66 ± 5.03 hij	78.78 ± 14.12 fgh	45.40 ± 8.08 gh						
倍半萜类 Sesquiterpene												
B-水芹烯 β-phellandrene	30.50 ± 8.15 f	50.38 ± 4.11 fgh	77.92 ± 20.51 c	53.15 ± 9.74 ghij	21.51 ± 3.83 h	53.34 ± 12.45 fgh						
桧烯 Sabinene hydrate	50.88 ± 12.92 def	49.20 ± 6.29 gh	95.56 ± 4.95 c	52.47 ± 8.41 ghij	49.18 ± 6.77 h	48.51 ± 4.60 gh						
(+)-3-蒈烯 (+)-3-carene	46.57 ± 15.80 ef	53.19 ± 6.28 fgh	86.52 ± 25.24 c	56.67 ± 7.01 fgh	44.50 ± 10.94 h	54.40 ± 6.89 efg						
杂环化合物 Heterocyclic compound												
糠醛 Fufural	82.79 ± 6.00 cdef	22.62 ± 4.98 j	110.74 ± 15.47 bc	28.34 ± 5.75 jk	74.33 ± 12.90 gh	37.47 ± 8.65 h						

表中EAG反应相对值为平均值±标准误($n=6$)，同一列数据后有相同字母表示经Duncan多重比较后差异不显著($p>0.05$)；Numbers are means ± SE ($n=6$)；Lower case letters indicate the results of Duncan's multiple range tests with the significance level of 0.05；Identical letters indicate no difference at this level

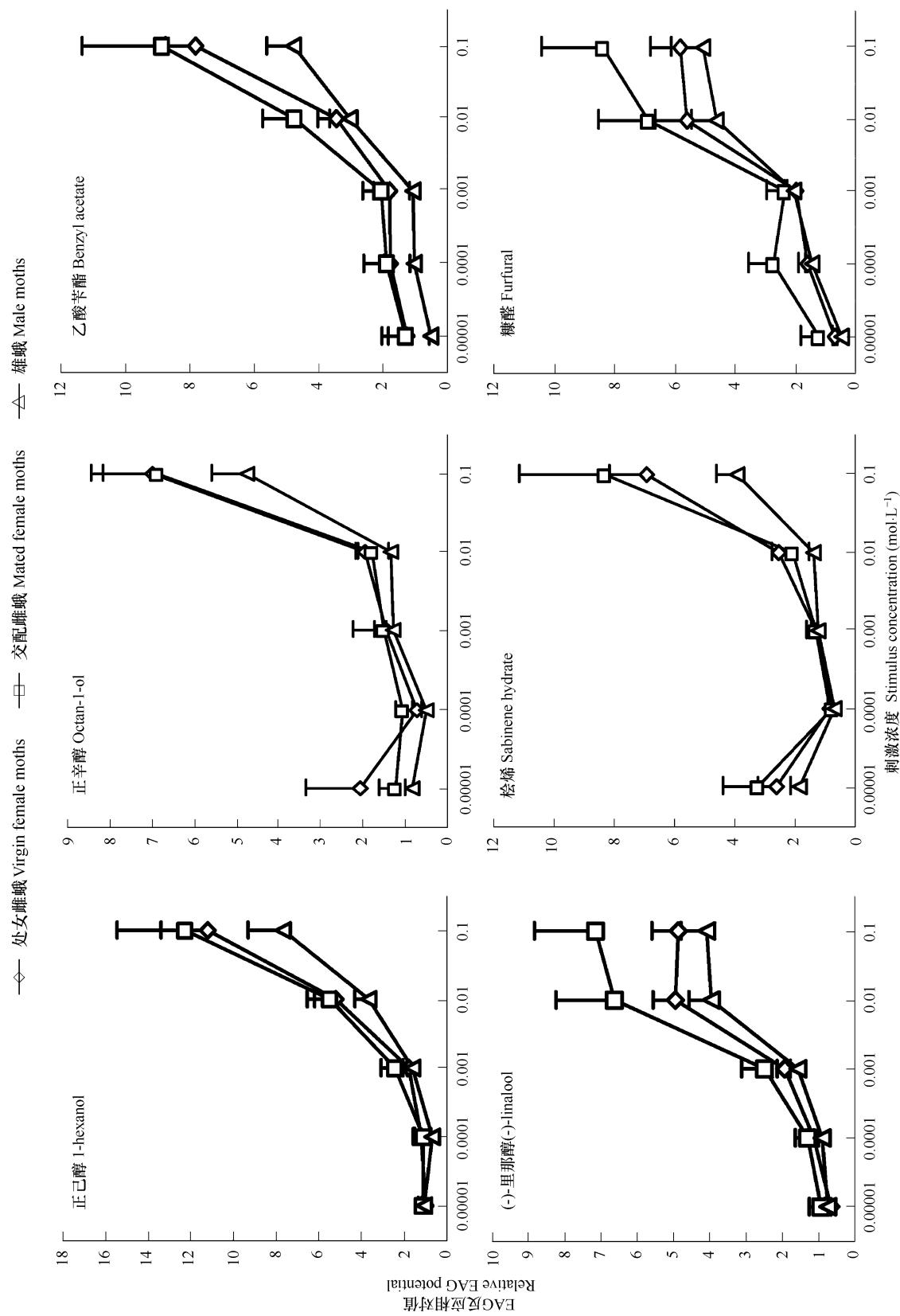


图 2 烟夜蛾对6种类型化合物的EAG剂量反应
Fig. 2 Dose-response of *H. assulta* to six types of compound

绿色植物,而对植物种类的辨别能力却较差,这与 Kennedy^[23]认为昆虫远距离定向时缺乏辨别植物种类特异性的结论相符,陈雄等^[24]也认为植食性昆虫之所以对绿叶气味有较强 EAG 反应,可能是绿叶气味引起了昆虫寻找食物和产卵场所等的欲望反应,但昆虫不能仅根据绿叶气味来辨识寄主和非寄主。

(3) 在测试的脂肪族化合物中,2 种夜蛾对 C₆ 化合物的 EAG 反应最高,随着碳链的延长或缩短,二者的 EAG 反应均呈下降趋势,因为 6 个碳原子的绿叶气味最能反映绿色植物的存在与否,这也是多种昆虫在长期进化过程中产生的适应机制。但是,烟夜蛾对大多数测试化合物的 EAG 反应大于棉铃虫,表明在远距离寻找寄主植物的过程中,烟夜蛾的嗅觉感受能力强于棉铃虫,使其能在较大范围内探测并找到寄主植物,缩短搜寻寄主的时间,可能会对其较窄的寄主范围带来生理和生态上的补偿,这与李捷等^[25]的研究结果相一致。2 种夜蛾对寄主定向能力的不同,与二者触角上嗅觉感受神经元类型及其识别能力的差异是否相关,尚需用单细胞记录技术做进一步的研究。

(4) 同种昆虫不同性别的个体由于在寻找寄主、繁殖后代等行为中所起的作用不同,因此对植物气味的反应常表现出性别上的差异^[26]。测试结果表明,2 种夜蛾对大多数测试化合物的 EAG 反应均未表现出显著的性别差异,而剂量反应的结果也表明处女雌蛾、交配雌蛾和雄蛾对各类型化合物的反应阈值具有很大的相似性,由此推测不同性别的成虫对寄主化学信息的感受应是在同种嗅觉感受器类型内完成的,且对这些信息产生了相同的“理解”。

(5) 2 种夜蛾幼虫的食料植物主要取决于雌成虫的产卵,因此与广食性的棉铃虫相比,烟夜蛾的交配雌蛾能否准确找到适宜的产卵寄主,对其种群生存和繁衍的影响更大。测试中发现,仅有烟夜蛾对 β-水芹烯和桧烯的 EAG 反应,存在交配雌蛾显著高于处女雌蛾和雄蛾的现象。由此可推测烟夜蛾的寄主范围虽然窄,但它的交配雌蛾能灵敏地感受到特殊的产卵“信号”物质,并准确地将卵产在适宜幼虫取食的寄主植物上,而棉铃虫幼虫对寄主有广泛的适应能力,相应地其交配雌蛾在选择产卵寄主时没有烟夜蛾严格。郭予元^[27]认为有植物特异性的单萜类化合物主要吸引成虫取食,而倍半萜类则有吸引成虫产卵的作用,β-水芹烯和桧烯是否为烟夜蛾的产卵“信号”物质,需做进一步的生物测定。

为比较 2 近缘种夜蛾对寄主植物嗅觉辨识能力的差异,以它们的共同寄主植物烟草为切入点,系统研究了二者远距离和近距离寄主定向行为的差异,结果表明 2 种夜蛾对烟草气味的总体反应趋势基本一致,即距离较远时二者对植物种类的辨识能力均较差,主要是通过“普通气味组分”对烟草产生定向,随着距离的缩短,二者对烟草“特异气味组分”即植物种类的辨识能力逐渐增强,那么 2 种夜蛾对植物的选择行为也应该较为相似,但实际上二者对植物的选择性却截然不同,因此,植物气味所造成的嗅觉刺激,可能仅影响 2 种夜蛾的寄主定向行为,至于是否选择在该植物上取食或产卵,可能更依赖于二者对植物表面物质进行试探或试食之后的综合评价,才能做出最终的“取舍”决定,这符合 Kennedy^[28]提出的双重判别理论(dual discrimination theory)。植物的物理结构或化学特性对 2 种夜蛾的寄主选择和食性形成有何影响,我们怎样利用植物自身的理化性质来更好地防治棉铃虫和烟夜蛾,有待进一步的研究。

References:

- [1] Lu W, Hou M L, Wen J H, et al. Effects of plant volatiles on herbivorous insects. Plant Protection, 2007, 33(3): 7—11.
- [2] Zhao G Q, Liu X G, Luo M H. Chemical sensory mechanisms of insects selecting host-plants. Journal of Henan University of Science and Technology: Natural Science, 2006, 27(4): 81—83.
- [3] Schoonhoven M, Jermy T, Vanloon J A. Insect Plant Biology. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- [4] Zhang Q H, Ji L Z. Chemical ecology of oviposition of herbivorous insects. Chinese Journal of Ecology, 1994, 13(6): 39—43.
- [5] Cen Y J, Pang X F, Ling B, et al. Study on the active components of oviposition repellency of *Mikania micrantha* H. B. K. against citrus red mite, *Panonychus citri* McGregor. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(11): 2543—2547.
- [6] Wickremasinghe M G V, Emden H F Van. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphii* to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. Physiological Entomology, 1992, 17(3): 297—304.
- [7] Elzen G W, Williams H J, Vinson S B. Wind tunnel flight responses by the hymenopterous parasitoid *Campoplexis sonorensis* to cotton cultivars and lines. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1986, 42(3): 285—289.
- [8] Tang D L, Wang C Z, Luo L E, et al. Comparative study on the responses of maxillary senailla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera*

- and oriental tobacco budworm *H. assulta* larvae to phytochemicals. *Science in China (Ser. C)*, 2000, 43(6): 606–612.
- [9] Wang C Z, Qin J D. Insect-plant co-evolution: multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. *Entomological Knowledge*, 2007, 44(3): 311–319.
- [10] Yan Z G, Yan Y H, Kang L, et al. EAG responses of *Campoletis chlorideae* Uchida to plant volatiles and host pheromone gland comounds. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49(1): 1–9.
- [11] Vet L E M, Lenteren J C V, Heymans M, et al. An airflow olfactometer for measuring olfactory responses on hymenopterous parasitoid and other small insects. *Physiological Entomology*, 1983, (8): 97–106.
- [12] Quero C, Lucas P, Renou M, et al. Behavioral responses of *Spodoptera littoralis* males to sex pheromone components and virgin females in wind tunnel. *Journal of Chemical Ecology*, 1996, 22(6): 1087–1102.
- [13] Luo M H, Guo X R, Zheng X J, et al. The niche and interspecific competition of oriental tobacco budworm and cotton bollworm in tobacco plants. *Acta Tabacaria Sinica*, 2002, 8(4): 34–37.
- [14] Ma J S, Luo M H, Guo X R, et al. *Tobacco Insects in China*. Beijing: Science Press, 2007. 159–162.
- [15] Luo M H, Xue W W, Liu X G, et al. Studies on the attraction effect of different tobacco varieties to oviposition of *Helicoverpa assulta* Guenée and *H. armigera* Hübner. *Journal of Henan Agricultural University*, 2006, 40(2): 198–200.
- [16] Wu K J, Gong P Y, Li X Z. Studies on artificial diets for rearing the tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenée). *Acta Entomologica Sinica*, 1990, 33(3): 301–308.
- [17] Wu K J, Gong P Y. A new and practical artificial diet for the cotton bollworm. *Entomologia Sinica*, 1997, 4(3): 277–282.
- [18] Chen H H, Kang L. Olfactory responses of two species of grasshoppers to plant odours. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2000, 95(2): 129–134.
- [19] Li Y S, Dickens J C, Steiner W M. Antennal olfactory responsiveness of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera; Braconidae) to cotton plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 1992, 18(10): 1761–1774.
- [20] Du J W. Plant-insect chemical communication and its behavior control. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, 27(3): 193–200.
- [21] Guo Y Y. Progress in the researches on migration regularity of cotton bollworm and relationships between the pest and its host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 1997, 40(supplement): 1–6.
- [22] Yan S C, Zhang D D, Chi D F. Advances of studies on the effects of plant volatiles on insect behavior. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(2): 310–313.
- [23] Kennedy J S. Olfactory responses to distant plants and other odor sources. In: Shorey H H, McKelvey J J, eds. *Chemical Control of Insect Behavior*. John Wiley & Sons, New York, 1977. 67–91.
- [24] Chen X, Hou Z Y, Zhang Y, et al. Olfactory sensitivity of *H. armigera* to plant volatiles and sex pheromone. In: Li D M ed. *Chinese Entomology Toward the 21st Century*. Beijing: China Science & Technology Press, 2000. 215–219.
- [25] Li J, Zhao F, Li Q, et al. Comparative studies on EAG responses of cotton bollworm and oriental tobacco budworm adults to plant volatiles. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 2000, 20(1): 108–111.
- [26] Guo X R, Yuan G H, Jiang J W, et al. Electroantennogram responses of insects to volatile secondary compounds from plants. *Journal of Henan Agricultural University*, 2003, 37(1): 18–22.
- [27] Guo Y Y. Research of *Helicoverpa armigera*. Beijing: China Agriculture Press, 1998. 118–120.
- [28] Kennedy J S, Booth C O. Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. *Annals of Applied Biology*, 1951, 38(1): 25–64.

参考文献:

- [1] 卢伟, 侯茂林, 文吉辉, 等. 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响. *植物保护*, 2007, 33(3): 7~11.
- [2] 赵国强, 刘晓光, 罗梅浩. 昆虫对寄主植物选择的化学感受机理. *河南科技大学学报(自然科学版)*, 2006, 27(4): 81~83.
- [4] 张庆贺, 姬兰柱. 植食性昆虫产卵的化学生态学. *生态学杂志*, 1994, 13(6): 39~43.
- [5] 岑伊静, 庞雄飞, 凌冰, 等. 薇甘菊提取物对桔全爪螨的产卵驱避作用及有效成分分析. *生态学报*, 2004, 24(11): 2543~2547.
- [9] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃夜蛾-寄生蜂相互作用. *昆虫知识*, 2007, 44(3): 311~319.
- [10] 颜增光, 阎云花, 康乐, 等. 棉铃虫齿唇姬蜂对植物挥发物和寄主性信息素腺体化合物的EAG反应. *昆虫学报*, 2006, 49(1): 1~9.
- [13] 罗梅浩, 郭线茹, 郑晓军, 等. 烟青虫和棉铃虫在烟草上的生态位及其种间竞争. *中国烟草学报*, 2002, 8(4): 34~37.
- [14] 马继盛, 罗梅浩, 郭线茹, 等. 中国烟草昆虫. 北京: 科学出版社, 2007. 159~162.
- [15] 罗梅浩, 薛伟伟, 刘晓光, 等. 不同烟草品种对烟实夜蛾和棉铃虫产卵引诱作用的研究. *河南农业大学学报*, 2006, 40(2): 198~200.
- [16] 吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍. 烟青虫人工饲料的研究. *昆虫学报*, 1990, 33(3): 301~308.
- [20] 杜家纬. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. *植物生理学报*, 2001, 27(3): 193~200.
- [21] 郭予元. 棉铃虫迁飞规律及其与寄主植物的互作关系研究进展概况. *昆虫学报*, 1997, 40(增): 1~6.
- [22] 严善春, 张丹丹, 迟德富. 植物挥发性物质对昆虫作用的研究进展. *应用生态学报*, 2003, 14(2): 310~313.
- [24] 陈雄, 侯照远, 张瑛, 等. 棉铃虫对植物挥发性次生化合物和性外激素的嗅觉敏感度. 见:李典漠主编. 走向21世纪的中国昆虫学. 北京: 中国科学技术出版社, 2000. 215~219.
- [25] 李捷, 赵飞, 李群, 等. 棉铃虫、烟青虫对几种常见植物挥发性次生物质的触角电位反应比较. *山西农业大学学报*, 2000, 20(1): 108~111.
- [26] 郭线茹, 原国辉, 蒋金炜, 等. 植物挥发性次生物质对昆虫触角电位反应的影响. *河南农业大学学报*, 2003, 37(1): 18~22.
- [27] 郭予元. 棉铃虫的研究. 北京: 中国农业出版社, 1998. 118~120.