

DOI: 10.5846/stxb201308142079

李为争, 王 琮, 李慧玲, 王 珏, 李洋洋, 郭线茹, 原国辉. 棉铃虫成虫对两种关键花香气味的联系性学习. 生态学报, 2015, 35(11): 3534-3540.
Li W Z, Wang Q, Li H L, Wang J, Li Y Y, Guo X R, Yuan G H. Associative learning of *Helicoverpa armigera* adults to two key floral odours. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(11): 3534-3540.

棉铃虫成虫对两种关键花香气味的联系性学习

李为争, 王 琮, 李慧玲, 王 珏, 李洋洋, 郭线茹, 原国辉*

河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002

摘要:为了明确棉铃虫对苯乙醛和乙酸苯甲酯两种关键花香气味的联系性学习行为,在室内分别测定了不同学习训练的棉铃虫雌雄成虫对两种关键花香气味的选择偏好性反应和雄成虫的触角电位反应。偏好性测定结果表明,无花香气味接触经历的棉铃虫对苯乙醛和乙酸苯甲酯的选择频次均无显著差异,且单纯的花香气味接触经历也不能诱导棉铃虫气味偏好性的显著改变,唯有花香气味接触经历伴随蔗糖溶液进行强化训练时,才能诱导气味偏好性的显著性改变。从对两种花香气味的联系性学习看,棉铃虫更容易将苯乙醛与蔗糖溶液进行联系性学习,而不容易将乙酸苯甲酯与蔗糖溶液进行联系性学习。从性别差异看,雌虫比雄虫具有更强的将花香气味与蔗糖溶液进行联系性学习的能力。触角电位测定结果表明,不同学习训练的棉铃虫雄成虫对两种花香气味和绿叶气味顺-3-己烯-1-醇的 EAG 反应值之间不存在显著性差异。总之,花香气味伴随食物资源的联系性学习经历,能够明显提高棉铃虫成虫对花香气味的选择偏好,可以此为基础进一步优化花香引诱剂的配方设计和应用技术。

关键词:棉铃虫; 花香气味; 联系性学习; 选择偏好性

Associative learning of *Helicoverpa armigera* adults to two key floral odours

LI Weizheng, WANG Qiong, LI Huiling, WANG Jue, LI Yangyang, GUO Xianru, YUAN Guohui*

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

Abstract: As an important polyphagous agricultural insect pest species, the adults of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) have the traits and habit of feeding various flower nectar as complementary nutrition. Two common floral volatiles, phenylacetaldehyde and benzyl acetate, which being released from a number of nectar host and oviposition host plant species of many moths and exhibited fairly strong attractiveness in previous field trapping experiments, are the key olfactory cues on guiding the flower-visiting behaviour of various moth species, including *H. armigera*. To elucidate the associative learning ability of *H. armigera* moths to these floral volatiles, we tested the odour choice preference of the male and female moths after different training treatments (naïve, exposure, and conditioning) in a dual choice bioassay, as well as the electroantennographic (EAG) responses of the male moths to these odours (use cis-3-hexen-1-ol as a reference) after corresponding treatments. The results of the odour preference bioassay manifested that, the choice frequencies of the naïve group (having no contact experience with the floral odours) did not differ significantly between phenylacetaldehyde and benzyl acetate; moreover the exposure treatment (exposure to these odours without the association of food rewarding) could not also induce significant alteration of the odour preference; interestingly, the conditioning treatment (conditioning with the pairs of conditioned stimuli [floral odour] and the unconditioned stimulus [sucrose solution]) significantly altered the odour preference pattern, suggesting that *H. armigera* moths could associate the olfactory cues with the presence of food reward. Comparison of the learning performance of *H. armigera* conditioned with different floral odours showed that, phenylacetaldehyde was easier to be associated with sucrose solution than benzyl acetate, and the choice response percents of the males and females to phenylacetaldehyde correspondingly reached up to 70.00% and 67.50% after conditioned, respectively, but the individuals in the benzyl acetate-conditioned group only exhibited a weak discrimination response to

基金项目:国家公益性行业(农业)专项资助项目(201203036);河南省教育厅自然科学研究基础项目(12A210012)

收稿日期:2013-08-14; 网络出版日期:2014-06-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hnmndygh@126.com

the paired odour sources, suggesting that the preference of *H. armigera* to benzyl acetate was an innate response rather than later learned response. The difference in associative learning between the two sexes was also studied. The results suggested that the female moths had stronger learning capacity of associating floral odours with sucrose solution than that of the male moths, which might be caused by the differential nectar-feeding requirements between sexes, since that three behaviors (feeding, mating, and oviposition) are involved in the life of female moths while oviposition is absent in the life of male moths. The results of EAG recording showed that the EAG responses of all the three male groups (naïve, exposure, and conditioning) to the two floral odours and a green leaf volatile (*cis*-3-hexen-1-ol) did not differ significantly, suggesting that the associative learning of the males to phenylacetaldehyde occurred at the level of central nervous system rather than at the level of peripheral nervous system such as the olfactory receptor in the antennae. Taken together, the associative learning experience of floral odours paired with food resource could further improve the selection preference of *H. armigera* moths to the odour used as the conditioned stimulus. Our results provided a foundation for the further optimization of the formula design and field application of floral odour-based attractants on the basis of the associative learning.

Key Words: *Helicoverpa armigera*; floral odour; associative learning; selection preference

联系性学习 (Associative learning) 是指通过经历在两种刺激间或一种刺激与一种反应间建立的一种联系。这类学习行为在蜜蜂搜寻花蜜和寄生蜂搜索寄主的过程中较为常见^[1-2], 且已发现一些植食性昆虫中也存在联系性学习^[3]。如大帛斑蝶 *Idea leconoe*、斐豹蛱蝶 *Argyreus hyperbius*、菜粉蝶 *Pieris rapae* 和红灰蝶 *Lycaena phlaeas* 可以将花的颜色与花蜜进行联系性学习^[4], 沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 可以将嗅觉刺激与食物奖励进行联系性学习^[5], 烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 可以将植物气味与寄主适合度进行联系性学习^[6]。由于植食性昆虫的学习行为有可能对害虫防治方法的效果产生积极或消极影响, 因此, 深入研究植食性昆虫的学习行为将有助于发展和完善害虫综合治理的策略和方法^[7]。

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 是重要的多食性农业害虫, 幼虫可取食为害 30 余科 200 多种植物, 成虫则具有取食多种植物花蜜作为补充营养的习性^[8]。近年来, 为了发展棉铃虫等蛾类害虫的绿色防控, 研制开发花香引诱剂大量诱杀成虫受到关注^[9], 这类引诱剂多为单一或 2—3 种活性成分的混配制剂^[10], 其中苯乙醛对鳞翅目成虫具有广谱引诱活性^[11], 乙酸苯甲酯对铃夜蛾属 *Helicoverpa*、实夜蛾属 *Heliothis* 和金翅夜蛾属 *Plusia* 的许多夜蛾具有特殊的引诱力^[12-13], 这两种挥发物大量存在于蛾类蜜源寄主和产卵寄主中, 是激发棉铃虫等蛾类成虫趋向行为反应的关键花香气味^[14]。田间诱捕结果表明, 花香引诱剂不仅可以诱捕到多种蛾类, 而且可以同时引诱雌、雄成虫, 具有明显的广谱诱虫特点, 展现出良好的开发应用前景^[15]。然而, 已有的研究表明, 许多蛾类成虫也具有联系性学习行为, 如未交配的棉铃虫两性成虫均偏好在有过取食经历的蜜源寄主上觅食^[16-17], 有过访问蜜源植物或取食蔗糖经历的棉铃虫成虫对花香气味表现出更强的选择偏好^[18]。一般认为, 这种联系性学习行为有助于棉铃虫高效识别有报酬的花^[19], 但是否会影响花香引诱剂的诱蛾效果, 显然是一个值得深入探讨的问题。为此, 本文以苯乙醛和乙酸苯甲酯两种关键花香气味物质为材料, 研究了棉铃虫成虫对它们的联系性学习行为, 期望为基于花香气味物质的棉铃虫引诱剂筛选和应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

供试棉铃虫蛹购于河南济源白云实业有限公司, 成虫羽化后饲喂 5% 蔗糖水。后代幼虫在实验室人工气候箱内用麦胚基人工饲料饲养, 饲料主要成分为麦麸、酵母粉和干酪素, 另添加维生素 C、维生素复合粉、山梨酸和琼脂粉等。人工气候箱饲养条件为日温 (28 ± 2) °C, 夜温 (26 ± 2) °C, 相对湿度 (50 ± 10) %, 光周期为 16 L:8 D。为保证幼虫取食经历和遗传背景相对一致, 选取连续饲养 5 代后的实验种群用于测定。

每次测定前收集棉铃虫蛹, 区分雌雄后分别放入相互隔离的不同人工气候箱中。每日 8:00 和 17:00 各检查一次羽化情况, 及时将羽化的雌雄成虫分别放入不同的 $L \times W \times H = 20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ 笼中, 饲喂 5%

蔗糖溶液。当日羽化的成虫记为 0 日龄,次日取 1 日龄的未交配雌雄成虫按试验设计分别进行学习训练,学习训练 24 h 后取 2 日龄成虫进行气味选择偏好性和触角电位反应测定。

1.2 供试试剂

苯乙醛 (Phenylacetaldehyde, PAA) 和顺-3-己烯-1-醇购于 Sigma-Aldrich Co Ltd., 纯度分别为 98% 和 99%; 乙酸苯甲酯 (Benzyl acetate, BA) 购于中国医药集团(上海)化学试剂有限公司, 纯度为 95%; 琼脂粉购于 Amresco 公司, 纯度为 99%; 石蜡油购于天津科密欧公司, 分析纯。

将试剂按测定要求制备成不同的样品。制备气味物质缓释样品时, 用长 7.0 cm、直径 2.0 cm 的平底指形管作为容器, 每个管中首先注入 400 μ L 苯乙醛或乙酸苯甲酯, 然后迅速注入 60 $^{\circ}$ C 左右的 0.2% 琼脂胶 20 mL, 在室温下冷却后备用; 另制备不添加气味物质的 20 mL 琼脂胶指形管样品。预试验表明, 在实验室内琼脂胶包结后的气味物质 50 d 可挥发完毕, 气味释放速率约为 8 μ L/d。制备电生理测定样品时, 将苯乙醛、乙酸苯甲酯和顺-3-己烯-1-醇分别用石蜡油稀释 100 倍作为待测样品。

1.3 学习训练

1.3.1 学习室的准备

学习室为 $L \times W \times H = 30 \text{ cm} \times 30 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ 的洁净玻璃室。学习训练前根据测定设计取上述指形管样品 1 个, 开口向上放在 1 个高 2 cm、直径 6 cm 的培养皿正中央, 围绕指形管在培养皿中填充脱脂棉与皿口齐平, 然后将培养皿放在学习室底部中央。每次学习训练后, 更换培养皿, 并用脱脂棉蘸取无水乙醇均匀擦拭学习室内壁, 然后用蒸馏水冲洗干净, 在太阳光下晾晒干, 以备下次使用。

1.3.2 学习训练设置

共设置 3 组学习训练, 雌雄成虫分别隔离进行, 共 10 个处理。第 1 组为无花香气味经历组, 简称无经历组 (Naïve group): 取不含气味物质的琼脂胶指形管样品, 开口向上放在培养皿中间, 填充脱脂棉后均匀滴加 5% 蔗糖溶液使其完全浸润。第 2 组为花香气味经历组, 通称暴露组 (Exposure group): 取含有气味物质的琼脂胶指形管样品, 开口向上放在培养皿中间, 填充脱脂棉后均匀滴加蒸馏水使其完全浸润。第 3 组为气味与食物关联经历组, 通称条件化组 (Conditioning group): 取含有气味物质的琼脂胶指形管样品, 开口向上放在培养皿中间, 填充脱脂棉后均匀滴加 5% 蔗糖溶液使其完全浸润。设置完成后进行学习训练, 于 19:00—22:00 取 1 日龄的未交配雌雄成虫分别放入不同学习室, 密闭后移入人工气候箱中, 学习训练 24 h 后取出用于测定。

1.4 气味偏好性测定

1.4.1 测定装置

测定在 $L \times W \times H = 100 \text{ cm} \times 100 \text{ cm} \times 100 \text{ cm}$ 玻璃笼罩内进行, 笼罩顶板可拆卸, 顶板正中央有一个直径 2.0 cm 的圆孔供释放试虫, 笼罩外上方中央悬挂 5 W 红色灯泡作为观察光源。笼罩内底部 4 个角落各放置市售小型向日葵花模型一朵, 花盘直径 3.0 cm, 由内至外共 3 层花瓣, 第 1 层花瓣长 2.0 cm, 第 2 和第 3 层花瓣长 3.5 cm。另取苯乙醛和乙酸苯甲酯气味样品各 2 个, 交叉配对悬挂在花盘上方, 指形管开口向下, 开口部分距离花盘约 3.0 cm。每次测定完成后将玻璃笼罩水平旋转 90 $^{\circ}$, 每测定 10 次后更换新的向日葵花模型。

1.4.2 测定方法

测定在 19:30—21:30 成虫活动取食高峰期进行, 室温 (26 ± 2) $^{\circ}$ C。每次测定取不同学习经历的成虫 1 头放入玻璃笼罩内, 观察其在静息空气中的飞行和降落情况, 如果试虫降落在某个向日葵花上并停留 10 s 以上, 则视为做出了选择; 如果试虫无规则飞行达 10 min, 则视为未作出选择。每头成虫仅测试 1 次, 共 10 个处理, 每个处理测定 40 头成虫。

1.5 触角电位测定

1.5.1 测定装置

触角电位仪购置于德国 Syntech 公司, 由前置放大器 (Syntech AC/DC UN-06)、刺激气流控制器 (Syntech

CS-55)、数据采集/放大器(Syntech IDAC-4)和微动操作仪(Syntech MP-15)组成,数据采集软件为EAG 2000。两根Ag/AgCl电极分别作为参比电极和记录电极,插入2根玻璃毛细管中,管内注满Kaissling电极缓冲液。缓冲液配制方法为:取6.4 mmol KCl,20.0 mmol KH_2PO_4 ,12.0 mmol MgCl_2 ,1.0 mmol CaCl_2 ,354 mmol 葡萄糖,12.0 mmol NaCl和9.6 mmol KOH混合均匀,然后添加蒸馏水定容至1 L。

1.5.2 测定方法

考虑到花香气味对雌虫具有引诱取食和引诱产卵双重作用,而对雄虫只有取食引诱作用^[20],因此,触角电位反应只测定雄虫。共设苯乙醛和乙酸苯甲酯2个花香气味处理,以顺-3-己烯-1-醇为参照,以石蜡油为对照,分别测定不同学习经历棉铃虫雄虫的触角电位反应。测定前先在双目体视显微镜下将触角从基部切下并切去端部几节,立即将离体触角的端部和基部分别与记录电极和参比电极连接。然后调试仪器,待基线平稳后进行测定。测定时取稀释后的待测样品0.2 μL 滴加在6 cm $\times$ 0.5 cm滤纸条上放入进样管中,管口距离触角1 cm。刺激物和湿润的洁净气流通过两个独立管道吹送到离体触角上,并用刺激气流控制器将流速控制在20 mL/s。每次连续刺激时间为0.02 s,刺激间隔时间为60 s,反应电压信号通过数据采集/放大器记录并输出到电脑中保持。4个待测样品采用随机化顺序进行刺激测定,完成一轮刺激后,仍随机抽取进行下一轮刺激,每根触角共测定6轮,每种学习经历雄成虫重复测定4根触角。

1.6 统计分析

采用SPSS 19.0统计软件进行分析。其中气味偏好性测定结果采用 χ^2 检验方法,比较不同处理间的偏好性差异。触角电位测定结果采用双因素方差分析(Two-way ANOVA),比较不同处理间的触角电位反应差异。

2 结果与分析

2.1 棉铃虫对两种花香气味的联系性学习

分别测定有过气味接触经历的雌雄成虫对两种花香气味的选择偏好性,得到图1和图2结果。从图1和图2可以看出,棉铃虫雌雄成虫在花香气味环境中的暴露经历并不影响其气味选择的偏好性,其中雌成虫对苯乙醛的选择频次介于16—20之间,对乙酸苯甲酯的选择频次介于20—24之间;雄成虫对苯乙醛的选择频次介于14—16之间,对乙酸苯甲酯的选择频次介于24—26之间。卡方检验结果表明,不同气味接触经历的棉铃虫成虫不仅对2种花香气味的选择频次差异不显著(雌虫: $\chi^2_{(2)} = 0.4545$, $P = 0.5002$;雄虫: $\chi^2_{(1)} = 0.0533$, $P = 0.8174$),而且有过气味接触经历的雌雄成虫与无气味接触经历相比差异也不显著(雌虫: $\chi^2_{(2)} = 0.8081$, $P = 0.6676$;雄虫: $\chi^2_{(2)} = 0.2820$, $P = 0.8685$),说明单纯的嗅觉感受经历不能诱导棉铃虫成虫的气味偏好性发生显著改变。

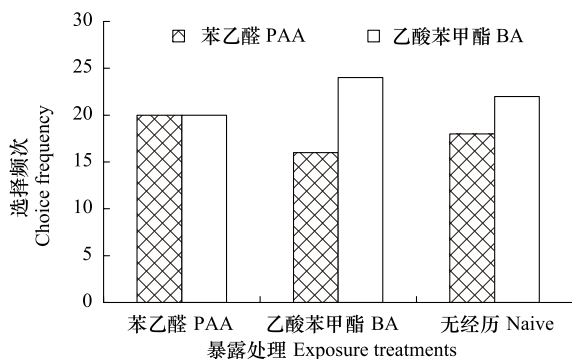


图1 气味暴露处理对棉铃虫雌成虫气味偏好性的影响

Fig.1 Effect of odour exposure on the odour preference of *H. armigera* females

PAA: Phenylacetaldehyde; BA: Benzyl acetate

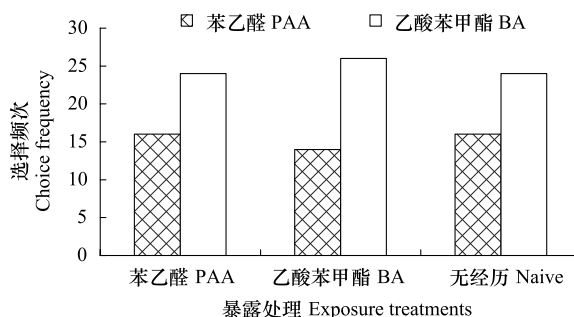


图2 气味暴露处理对棉铃虫雄成虫气味偏好性的影响

Fig.2 Effect of odour exposure on the odour preference of *H. armigera* males

2.2 棉铃虫对花香气味与食物的联系性学习

分别测定有过气味物质与蔗糖溶液接触经历的雌雄成虫对两种花香气味的选择偏好性(图3,图4)。从图3和图4可以看出,与无气味接触经历处理相比,气味与蔗糖条件化处理的棉铃虫雌雄成虫的气味选择偏好性均发生了显著改变(雌虫: $\chi^2_{(2)} = 14.6366, P = 0.0007$;雄虫: $\chi^2_{(2)} = 6.2155, P = 0.0447$),说明棉铃虫可以将嗅觉感受经历与食物的存在进行联系性学习。从性别差异看,不同条件化处理雌虫间的气味偏好性差异极显著($\chi^2_{(1)} = 12.8080, P = 0.0003$),而不同条件化处理雄虫间的气味选择偏好性没有显著性差异($\chi^2_{(1)} = 1.8569, P = 0.1730$),说明雌虫具有较强的将花香气味与食物资源进行联系性学习的能力,显然与雌虫取食花蜜作为补充营养的习性有关。从气味物质差异看,苯乙醛条件化处理的棉铃虫雌雄虫对两种气味源的相对偏好性均发生了显著改变(雌虫: $\chi^2_{(1)} = 4.1432, P = 0.0418$;雄虫: $\chi^2_{(1)} = 5.0283, P = 0.0249$),雌雄虫对苯乙醛的选择百分率分别上升了70.00%和67.50%;而乙酸苯甲酯条件化处理的棉铃虫则没有发生显著改变(雌虫: $\chi^2_{(1)} = 1.9473, P = 0.1629$;雄虫: $\chi^2_{(1)} = 0.4545, P = 0.5002$),说明棉铃虫更容易将苯乙醛与食物资源进行联系性学习,而不容易将乙酸苯甲酯与食物资源进行联系性学习,也可以认为棉铃虫对乙酸苯甲酯的气味偏好是本能性的而不是习得性的。

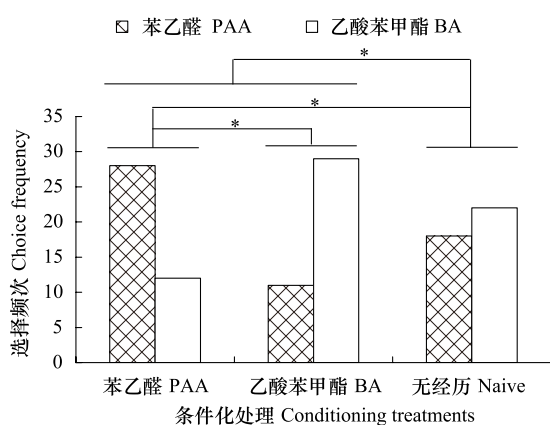


图3 条件化处理对棉铃虫雌成虫气味偏好性的影响

Fig.3 Effect of conditioning on the odour preference of *H. armigera* females

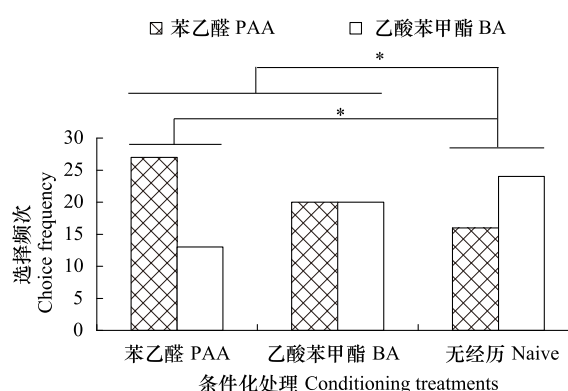


图4 条件化处理对棉铃虫雄成虫气味偏好性的影响

Fig.4 Effect of conditioning on the odour preference of *H. armigera* males

2.3 棉铃虫雄虫对两种花香气味的触角电位反应

测定不同学习经历的棉铃虫雄虫对不同花香气味的触角电位(EAG)反应,方差分析结果表明,不同处理样品触发的EAG反应值之间存在极显著差异($F = 21.0456, F_{(0.01, 3, 36)} = 4.3771$),而无经历组、暴露组和条件化组的EAG反应值之间则不存在显著性差异($F = 0.9115, F_{(0.05, 2, 36)} = 3.2594, P = 0.4110$),两者也不存在显著交互作用($F = 0.3029, F_{(0.05, 2, 36)} = 2.3638, P = 0.9313$)。分别计算不同处理样品激发的触角电位反应值(图5),多重比较结果表明,苯乙醛和乙酸苯甲酯与参照化合物顺-3-己烯-1-醇之间不存在显著性差异,但三者均与对照石蜡油之间存在显著性差异。综合考虑2.2棉铃虫雄虫可以将苯乙醛与食物资源进行联系性学习的研究结果,可以认为雄虫对苯乙醛的联系性学习是发生在中枢神经系统水平上的,而不是发生在嗅觉感受器水平上的。

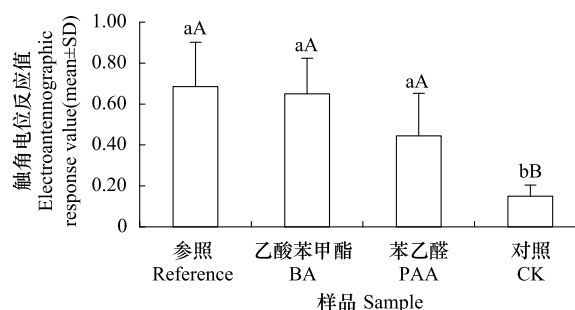


图5 棉铃虫雄虫对不同气味样品的触角电位反应

Fig.5 Electroantennal response of male *H. armigera* moths to different odorant samples

3 讨论

在长期的协同进化过程中,蛾类昆虫与显花植物形成了密切的关系,植物花器释放的花香气味可以吸引多种蛾类成虫,而绝大多数蛾类成虫可以取食多种植物的花蜜^[21]。如棉铃虫的蜜源寄主就非常广泛,包括胡萝卜、芹菜、大葱、洋葱、向日葵、茼蒿、蛇目菊、玉米花丝等^[22]。由于这些蜜源植物的开花期并不完全一致,不同世代的棉铃虫面临的蜜源寄主格局也会不同,这就需要一种机制来更好地适应多变的蜜源寄主环境。一般认为,本能性偏好主要是帮助新羽化的成虫识别蜜源寄主存在的环境,而学习行为可以强化成虫对食物伴随的嗅觉刺激的反应^[18]。因此,与遗传决定的本能性偏好相比,联系性学习可能对多食性棉铃虫的蜜源寄主选择影响更大。

本研究表明,无花香气味接触经历的棉铃虫对苯乙醛和乙酸苯甲酯两种关键花香气味的选择频次均无显著差异,且单纯的花香气味接触经历也不能诱导棉铃虫气味偏好性的显著改变,唯有花香气味接触经历伴随蔗糖溶液进行强化时,才能诱导气味偏好性的显著改变,其中棉铃虫更容易将苯乙醛与蔗糖溶液进行联系性学习,而不容易将乙酸苯甲酯与蔗糖溶液进行联系性学习,这种差别的原因可能与两种气味物质在植物中的存在状态有关。植物花蜜中最重要的营养物质是蔗糖、葡萄糖和果糖^[23],而苯乙醛是莽草酸代谢途径的产物,在花中主要存在形式是糖苷,当植物开花时糖苷水解被大量释放出来^[24],故苯乙醛能更可靠地指示花中可溶性糖类的存在,这对于成虫为虹吸式口器、具有补充营养习性的棉铃虫来说尤为重要。而乙酸苯甲酯呈典型的茉莉花香气味,可能是莽草酸代谢途径产生的苯甲醇和乙酰辅酶 A 的反应产物^[25],其释放节律与植物花中可溶性糖的形成并不同步,其指示可溶性糖类存在的作用相对较弱。此外,从雌雄成虫联系性学习的差别看,雌虫担负着繁殖后代的重任,取食补充营养可以延长寿命和提高产卵量^[26],因此,雌虫的联系性学习行为比雄虫更加明显。

研究植食性昆虫对花香气味的学习行为可以为活性化合物的筛选和引诱剂的应用提供有益的启示。已有的研究表明,取食可溶性糖类是许多蛾类成虫趋向花的最终目的^[14],本文选用的两种花香气味物质能够引诱多种蛾类成虫,但只有苯乙醛与食物资源伴随训练时,棉铃虫才有联系性学习行为。因此,在大量筛选花香类诱蛾活性成分时,可以从生物合成和次生代谢的角度,首先分析哪些挥发物成分的释放与可溶性糖类的大量产生紧密伴随,从而排除一些关联性不强的成分,以便缩小待测挥发物的范围。在应用花香引诱剂诱捕蛾类害虫时,考虑到许多蛾类飞翔能力较强,与优势蜜源植物接触的概率大,学习行为发生的机会多,应首先明确特定时空区域的优势蜜源植物及其分布情况,并根据不同世代所面临的蜜源寄主格局,适时调整引诱剂的配方,以克服背景气味的干扰,增强引诱剂的诱捕率。当然,影响棉铃虫等蛾类联系性学习行为的环境因素可能非常复杂,深入研究两种关联刺激的浓度、刺激顺序、刺激时间差、空间距离、伴随性出现的概率、学习训练次数、单次学习持续期等对学习效果的影响也非常必要。此外,糖醋液是一种常用的食物源引诱剂,可用于小地老虎、黏虫、甜菜夜蛾、甘蓝夜蛾、斜纹夜蛾、银纹夜蛾等蛾类成虫以及金龟甲、实蝇的大量诱捕防治,但对棉铃虫的诱捕效果并不理想,若将花香引诱剂诱捕盆中的清水变为糖醋液,是否可以发挥相辅相成的作用,进而提高对棉铃虫的诱捕效果,也有待田间试验予以证实。

参考文献 (References):

- [1] Dukas R. Evolutionary biology of insect learning. *Annual Review of Entomology*, 2008, 53(1): 145-160.
- [2] 王国红, 刘勇, 戈峰, 吴开拓. 粉蝶盘绒茧蜂中国和荷兰种群学习行为及 EAG 反应的比较. *生态学报*, 2012, 32(2): 351-360.
- [3] 李月红, 刘树生. 植食性昆虫的学习行为. *昆虫学报*, 2004, 47(1): 106-116.
- [4] Kandori I, Yamaki T, Okuyama S, Sakamoto N, Yokoi T. Interspecific and intersexual learning rate differences in four butterfly species. *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(23): 3810-3816.
- [5] Simões P, Ott S R, Niven J E. Associative olfactory learning in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(15): 2495-2503.

- [6] Skiri H T, Stranden M, Sandoz J C, Menzel R, Mustaparta H. Associative learning of plant odorants activating the same or different receptor neurones in the moth *Heliothis virescens*. The Journal of Experimental Biology, 2005, 208(4): 787-796.
- [7] 吕建华, 李月红, 刘树生. 植食性昆虫学习行为与害虫治理的关系. 昆虫知识, 2008, 45(4): 663-667.
- [8] 仵均祥, 李照会, 原国辉. 农业昆虫学 (第二版). 北京: 中国农业出版社, 2011: 214-218.
- [9] Gregg P C, del Socorro A P, Henderson G S. Development of a synthetic plant volatile-based attracticide for female noctuid moths. II. Bioassays of synthetic plant volatiles as attraction for adults of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). Australian Journal of Entomology, 2010, 49(1): 21-30.
- [10] Meagher R L, Landolt P J. Binary floral lure attractive to velvetbean caterpillar adults (Lepidoptera: noctuidae). Florida Entomologist, 2010, 93(1): 73-79.
- [11] Landolt P J, Adams T, Zack R S. Field response of alfalfa looper and cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae, Plusiinae) to single and binary blends of floral odorants. Environmental Entomology, 2006, 35(2): 276-281.
- [12] Meagher R L Jr. Trapping noctuid moths with synthetic floral volatile lures. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2002, 103(3): 219-226.
- [13] Landolt P J, Smithhisle C L. Characterization of the floral scents of oregongrape: possible feeding attractants for moths. Northwest Science, 2003, 77(1): 81-86.
- [14] Gregg P C, Del Socorro A P, Henderson G S. Development of a synthetic plant volatile-based attracticide for female noctuid moths. II. Bioassays of synthetic plant volatile as attractant for adults of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). Australian Journal of Entomology, 2010, 49(1): 21-30.
- [15] Tóth M, Szarukán I, Dorogi B, Gulyás A, Nagy P, Rozgonyi Z. Male and female noctuid moths attracted to synthetic lures in Europe. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(6): 592-598.
- [16] Hartlieb E, Rembold H. Behavioral response of female *Helicoverpa* (*Heliothis*) *armigera* HB. (Lepidoptera: Noctuidae) moths to synthetic pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) kairomone. Journal of Chemical Ecology, 1996, 22(4): 821-837.
- [17] Cunningham J P, West S A, Wright D J. Learning in the nectar foraging behaviour of *Helicoverpa armigera*. Ecological Entomology, 1998, 23(4): 363-369.
- [18] Cunningham J P, Moore C J, Zalucki M P, West S A. Learning, odour preference and flower foraging in moths. The Journal of Experimental Biology, 2004, 207(1): 87-94.
- [19] Cunningham J P, West S A. How host plant variability influences the advantages to learning: a theoretical model for oviposition behaviour in Lepidoptera. Journal of Theoretical Biology, 2008, 251(3): 404-410.
- [20] Cunningham J P, West S A, Zalucki M P. Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. Oikos, 2001, 95(3): 537-543.
- [21] Knudsen J T, Tollsten L. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. Botanical Journal of the Linnean Society, 1993, 113(3): 263-284.
- [22] 徐广, 郭予元, 吴孔明. 棉铃虫成虫携带花粉的分析. 中国农业科学, 1999, 32(6): 63-68.
- [23] Corbet S A. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. Apidologie, 2003, 34(1): 1-10.
- [24] Tzin V, Galili G. New insights into the shikimate and aromatic amino acids biosynthesis pathways in plants. Molecular Plant, 2010, 3(6): 956-972.
- [25] Pichersky E, Gershenzon J. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5(3): 237-243.
- [26] 侯茂林, 盛承发. 成虫取食对棉铃虫雌蛾繁殖的影响. 生态学报, 2000, 20(4): 601-605.