

重大林业入侵害虫美国白蛾对植物次生挥发物质的触角电位活性

唐睿^{①②}, 苏茂文^{①②}, 张钟宁^{①*}

① 中国科学院动物研究所, 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: zhangzn@ioz.ac.cn

2012-03-01 收稿, 2012-06-11 接受

国家重点基础研究发展计划(2009CB119204)资助

摘要 在室内分别对美国白蛾雌虫和雄虫进行了 55 种寄主化合物的触角电位活性实验. 结果显示, 雄蛾反应较强的化合物分别是(强度从大到小排列, 下同): 反-2-己烯乙酸酯、壬醛、己醛、反-2-己烯醛、己醇、乙酸异戊酯、顺-3-己烯乙酸酯、乙酰乙酸乙酯和香茅醛及(+)-香茅醛; 雌蛾反应较强的化合物分别是: 己醇、己醛、苯乙酮、乙酸异戊酯、壬醛、反-2-己烯醛、顺-3-己烯乙酸酯、香茅醛、顺-3-己烯-1-醇及反-2-己烯醇. 从 55 种化合物中筛选出了 7 种活性较高的化合物进行了剂量反应实验, 结果显示, 美国白蛾雄蛾对 7 种化合物的反应都随着剂量的增加而增强, 而且雄蛾对每种化合物最高剂量 1000 μg 的相对反应值都与同种化合物其他剂量的相对反应值反应有显著性差异.

关键词

美国白蛾
触角电位
植物次生
挥发物质
入侵害虫

寄主植物对食叶昆虫的交配和繁殖活动有着重要的影响, 这种影响表现在昆虫的生理和行为两方面, 即性信息素信号交流^[1]. 如有的昆虫从寄主植物获得某种化合物并将其作为性信息素化合物或化合物的前体物质^[2]; 有的昆虫只有在感受到寄主植物的气味时, 才产生或释放性信息素^[3]. 寄主植物对食叶昆虫两性行为的影响反映出了昆虫为了尽可能实现两性间的求偶和繁殖所采取的策略.

寄主植物化合物通常能够增强昆虫对性信息素的反应, 目前已有不少关于植物挥发性次生物质对昆虫性信息素具增效作用的报道. (Z)-3-己烯乙酸酯是常见的绿叶气味之一, 对美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)性信息素^[4]和烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)性信息素^[5]都具有增效作用. 绿叶气味混合物与苹果蠹蛾(*Cydia pomonella*)性信息素混用要比单独应用性信息素诱到更多的苹果蠹蛾雄蛾^[6].

美国白蛾是世界性检疫害虫, 属鳞翅目, 灯蛾科.

自 1979 年入侵中国以来, 造成了广泛危害, 其寄主非常广泛, 可危害上百种植物, 但是其亦有取食偏好, 最喜食植物为桑树、糖槭、杨树、臭椿等^[7]. 美国白蛾的性信息素鉴定工作早在 20 世纪 70 年代初就在进行, 目前已经公认的美国白蛾性信息素成分具有 4 个主要组分^[8], 我国的美国白蛾性信息素鉴定工作由 Su 等人^[7]于 2008 年完成. 植物挥发物质与昆虫间的交互作用研究是化学生态学的一个重要课题^[9], 然而美国白蛾与寄主植物之间通过化合物进行的交互作用却鲜有报道^[10]. 我们认为, 不同的植物源挥发次生气味物质成分, 对美国白蛾定位寄主植物产生了影响, 从而产生了寄主偏好. 基于对鳞翅目昆虫的取食和趋向活性化合物^[11]以及美国白蛾宿主的挥发性化合物研究^[12]的相关文献和资料检索, 我们选择了 55 种对鳞翅目具有引诱作用的化合物, 在室内对美国白蛾雌雄成虫进行了触角电位的生理活性实验, 旨在筛选可用于监控美国白蛾信息素的增效剂并探

英文版见: Tang R, Su M W, Zhang Z N. Electroantennogram responses of an invasive species fall webworm (*Hyphantria cunea*) to host volatile compounds. Chin Sci Bull, 2012, 57, doi: 10.1007/s11434-012-5356-z

讨寄主植物挥发物对美国白蛾在我国成功入侵中的可能作用.

1 材料与amp;方法

(i) 实验昆虫. 于2009年5月在河北省三河市桑树(*M. alba*)上采集美国白蛾幼虫, 在实验室内以桑树叶饲养至化蛹, 光照周期为16 h光照:8 h光照, 温度为25±1℃. 根据蛹体腹部的形态特征将雌雄蛹分开, 置于同幼虫饲养相同的环境待其羽化. 新羽化的雌蛾和雄蛾分开放在养虫笼(30 cm×30 cm×30 cm), 于室

温下饲养, 1~3 d的成虫触角用于触角电生理反应测试.

(ii) 触角电位反应测试化合物. 测试化合物的选择是以美国白蛾寄主植物次生物质的分析和有关对蛾类昆虫具有引诱活性的文献资料为依据. 化合物的来源及纯度见表1.

(iii) 触角电位测试方法. 实验所用触角电位(electroantennogram, EAG)技术, Visser^[13]已有详尽描述. 取羽化后2~3 d未交配成虫, 将其触角从基部剪下, 去掉触角顶端. 在双目实体显微镜(Olympus 273059)下, 用冷光源(Intralux 5000-1)照明, 将记录

表1 实验中所用试剂的纯度和来源

试剂名称	纯度(%)	来源 ^{a)}	试剂名称	纯度(%)	来源 ^{a)}
醇类			(-)-β-蒎烯	≥99	a
3-丁炔-1-醇	≥97	b	(+)-α-蒎烯	≥99	a
正丁醇	≥97	d	(-)-α-蒎烯	≥99	a
1,4-戊二烯-3-醇	≥97	c	(±)-3-蒎烯	≥99	a
顺-3-己烯-1-醇	≥99	a	β-石竹烯	≥97	c
反-2-己烯-1-醇	≥99	a	酯类		
2-乙基-1-己醇	≥99	a	乙酰乙酸乙酯	≥97	d
2,5-己二醇	≥96	c	乙酸异戊酯	≥97	d
正己醇	≥97	d	顺-3-己烯乙酸酯	≥99	e
正庚醇	≥97	d	反-2-己烯乙酸酯	≥99	e
正辛醇	≥97	d	酮类		
正癸醇	≥97	d	3-戊酮	≥97	b
顺,顺-9,12-十八碳二烯醇	≥95	b	(+)-2-莰酮	≥97	b
橙花叔醇	≥95	b	(-)-2-莰酮	≥97	b
香叶醇	≥97	b	芳香族化合物		
醛类			苯甲醛	≥96	d
反-2-己烯醛	≥99	a	苯乙酮	≥95	d
己醛	≥97	a	对异丙基甲苯	≥97	a
壬醛	≥97	a	2-苯乙醇	≥97	d
糠醛	≥97	a	枯茗醛	≥97	c
香茅醛	≥97	b	1-甲基萘	≥97	c
(+)-香茅醛	≥97	b	水杨酸甲酯	≥97	d
酸类			水杨酸乙酯	≥97	d
丙酸	≥95	d	胺(氨)类		
烯(萜)类			尸胺	≥99	e
2,6-二甲基-2,4,6-辛三烯	≥99	b	腐胺	≥99	e
α-蒎品烯	≥97	c	二乙胺	≥97	d
异松油烯	≥97	c	乙二胺	≥97	d
(+)-长叶烯	≥99	a	甲胺	≥33	d
月桂烯	≥97	b	氨水	≥25	d
(-)-柠檬烯	≥97	a	其他		
(-)-茨烯	≥98	a	石蜡油	化学纯	f
(±)-茨烯	≥98	a			

a) a, Aldrich; b, Fluka; c, Sigma; d, 北京医药化学制品有限责任公司; e, 日本东京化成工业株式会社; f, 天津市福晨化学试剂厂

电极套在触角的顶端,参考电极套在触角基部上.玻璃微电极内灌注生理盐水,银-氯化银丝插入玻璃微电极内并连接到微动操作仪(Syn-tech MP-15)上的输入探针,后者连接到交流/直流放大器(Syntech UN-06),其信号输出端与计算机相连.其中所用的数据处理软件 Spike 由 Syntech 公司提供.

刺激气体控制装置(Syntech CS-05)将气体用活性炭净化、压缩产生持续气流,通过气味混合管吹过触角,气体流量为 30 mL s^{-1} ,气味混合管口正对触角,相距约 1 cm. 取刺激样品 $10 \mu\text{L}$ 滴于巴斯德管内的滤纸($0.5 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$)上,管口一端连接刺激气体控制装置,另一端插入气味混合管上的侧孔,用脚踏板人为控制刺激,每次刺激时间为 0.1 s,两次刺激间隔时间为 1 min,以使触角状态恢复.所有化合物皆用石蜡油(paraffin oil)稀释,浓度为 100 mg mL^{-1} ,用于测试剂量反应的化合物浓度梯度为 0.1, 1, 10 和 100 mg mL^{-1} . 每次刺激剂量为 $10 \mu\text{L} \times (0.1, 1, 10, 100 \text{ mg mL}^{-1})$,分别为 1, 10, 100, $1000 \mu\text{g}$. 以 $10 \mu\text{L}$ 的石蜡油为空白对照.

选用壬醛为标准化合物,测量时刺激顺序为空白对照、壬醛、样品(低浓度到高浓度)、空白对照、壬醛,每根触角重复 3 次.每种化合物重复 10 根来自不同昆虫个体的触角.样品的触角电位反应值按照如下公式进行校正,以消除溶剂和环境因素的干扰:

样品校正触角电位反应值 $= R_c - (R_{c-1} - R_{c+1})/2$,

其中, R_c 为所测样品触角电位的反应值; R_{c-1} 为测试

样品前空白对照的触角电位反应值; R_{c+1} 为测试样品后空白对照的触角电位反应值. 取各样品校正触角电位反应值与标准化合物校正触角电位反应值作百分比进行比较,用 Duncan's 复极式方差检验(ANOVA, SPSS 13.0 for Windows)来分析各处理平均值间的差异显著性($P < 0.05$);雌蛾和雄蛾对同一种化合物的相对反应值用 t -检验(SPSS 13.0 for Windows)分析其差异显著性.

2 结果

2.1 美国白蛾成虫对醇类化合物的触角电生理反应

图 1 所示为美国白蛾对醇类化合物的触角电位反应结果,在所测试的醇类化合物中,美国白蛾雌蛾对正己醇的 EAG 反应最强,其反应值超过了对照化合物壬醛,与壬醛没有显著性差异但与其他醇类化合物都存在显著性的差异($P < 0.05$);其次分别是正庚醇、顺-3-己烯-1-醇、反-2-己烯-1-醇和 2-乙基-1-己醇,这四者之间没有显著性的差异;正丁醇、正辛醇、香叶醇的反应处于中间水平,三者之间没有显著性差异;其余的醇类化合物反应值较低,不及壬醛的四分之一;美国白蛾雌蛾对 1,4-戊二烯-3-醇的 EAG 反应为负值($N=30$).

美国白蛾雄蛾对正己醇的 EAG 反应也是最强,其反应值(相对比 79.34%)不如对照化合物壬醛,并存在显著性的差异,同时与其他醇类化合物相比亦

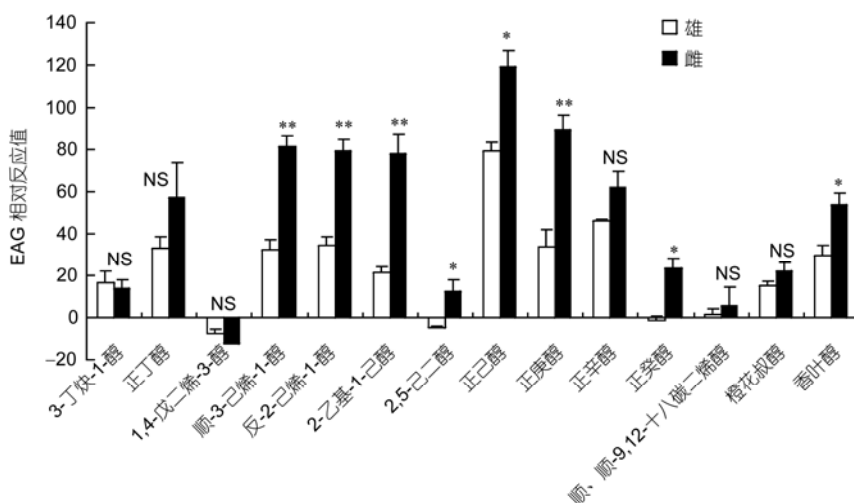


图 1 美国白蛾雌蛾和雄蛾对醇类化合物的触角电生理反应比较

NS, 差异不显著; *, 差异显著, $P < 0.05$; **, 差异极显著, $P < 0.01$, t -检验(SPSS 13.0). 下同

皆存在明显的差异($P<0.05$); 其次是正辛醇, 其反应值与其他醇类化合物相比亦都存在明显的差异($P<0.05$); 其余的醇类化合物反应值较低, 都不及壬醛的 35%; 而且美国白蛾雄蛾对 1,4-戊二烯-3-醇、2,5-己二醇、正癸醇的 EAG 反应为负值($N=30$).

2.2 美国白蛾成虫对醛类和酸类化合物的触角电生理反应

图 2 所示为美国白蛾对醛类和酸类化合物的触角电位反应结果. 就所试的醛类和酸类化合物而言, 美国白蛾雌蛾对己醛的 EAG 反应最强, 其次是壬醛和反-2-己烯醛, 三者之间没有显著性差异; 但是三者与其他醛类化合物存在显著性的差异($P<0.05$); 糠醛、香茅醛和(+)-香茅醛三者之间没有显著性的差异, 雌蛾对三者的 EAG 相对反应值都在 64%以上; 雌蛾对丙酸的反应值不高, 但是由于酸类化合物只测试了丙酸一种化合物, 因此不能断言雌蛾对酸类化合物不敏感, 美国白蛾雌蛾对所试醛类的反应显著地强于对丙酸的反应.

美国白蛾雄蛾对壬醛的 EAG 反应最强, 其次是正己醛和反-2-己烯醛, 三者之间没有显著性差异; 但是三者与其他醛类化合物存在显著性的差异($P<0.05$); 糠醛、香茅醛和(+)-香茅醛三者之间没有显著性的差异, 但雄蛾对三者的 EAG 相对反应值都在 45%以下; 与雌蛾类似, 雄蛾对丙酸的反应值不高, 除了糠醛以外, 雄蛾对所试醛类的反应皆强于对丙酸的反应. 我们发现, 除了糠醛, 美国白蛾雌蛾和雄蛾对其他醛类的反应之间没有显著性的差异.

美国白蛾雌蛾对所试的醛类化合物的反应普遍要比雄蛾敏感, 反应值相对较高; 美国白蛾雌蛾和雄蛾都对正己醛、壬醛和反-2-己烯醛的反应较为强烈,

相对比都在 93%以上, 而对丙酸的反应值都比较弱, 显示出了对丙酸的不敏感性.

2.3 美国白蛾成虫对萜烯类化合物的触角电生理反应

图 3 所示为美国白蛾对萜烯类化合物的触角电位反应结果. 就所试的萜烯类化合物而言, 美国白蛾雌蛾对 2,6-二甲基-2,4,6-辛三烯的 EAG 反应最强, 其次是异松油烯, 二者之间没有显著性差异, 但是二者与壬醛之间存在明显的差异($P<0.05$); 雌蛾对其他萜烯类化合物 EAG 相对反应值都在 46%以下, 尤其(+)-长叶烯和(-)- α -蒎烯出现了负值($N=30$).

美国白蛾雄蛾对所试的萜烯类化合物普遍反应都低, 反应值相对最高的化合物为 α -萜品烯, 其 EAG 相对反应值仅有 23.33%. 壬醛与所有测试的萜烯类化合物之间都存在明显的差异($P<0.05$); 同雌蛾一样, 雄蛾对(-)- α -蒎烯的反应亦出现了负值($N=30$).

我们发现, 美国白蛾雌蛾和雄蛾对 2,6-二甲基-2,4,6-辛三烯、 α -萜品烯、异松油烯和 β -石竹烯的反应存在显著性的差异.

美国白蛾雌蛾和雄蛾对所试的萜烯类化合物反应相对都比较弱, 美国白蛾雌蛾的反应普遍要比雄蛾敏感, 反应值相对较高; 美国白蛾雌蛾和雄蛾都对(-)- α -蒎烯出现了负反应, 而对不同构型的(+)- α -蒎烯和(-)- β -蒎烯反应并不是负值, 表明了美国白蛾对化合物的不同异构体具有不同的选择性.

2.4 美国白蛾成虫对酯类和酮类化合物的触角电生理反应

图 4 所示为美国白蛾对酯类和酮类化合物的触角电位反应结果, 美国白蛾雌蛾对所试的酯类化合

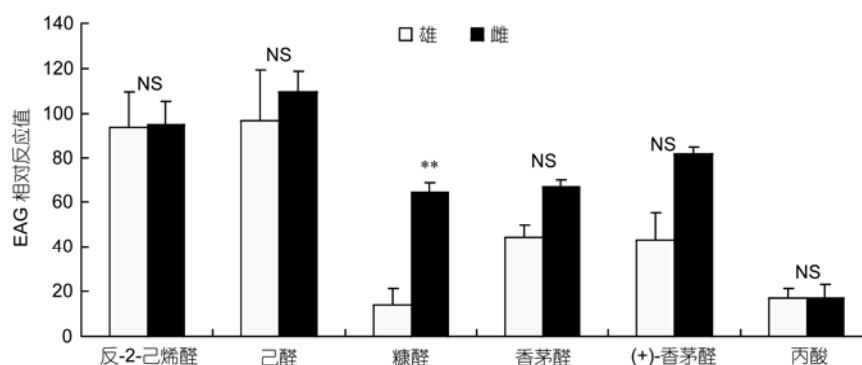


图 2 美国白蛾雌蛾和雄蛾对醛类和酸类化合物的触角电生理反应比较

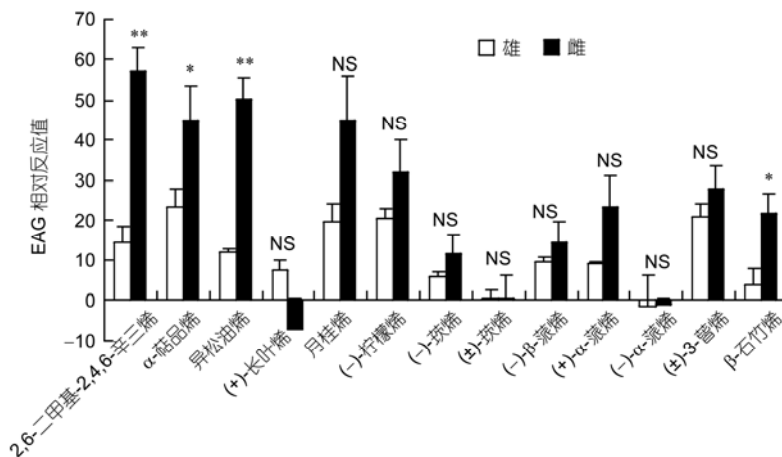


图3 美国白蛾雌蛾和雄蛾对萜烯类化合物的触角电生理反应比较

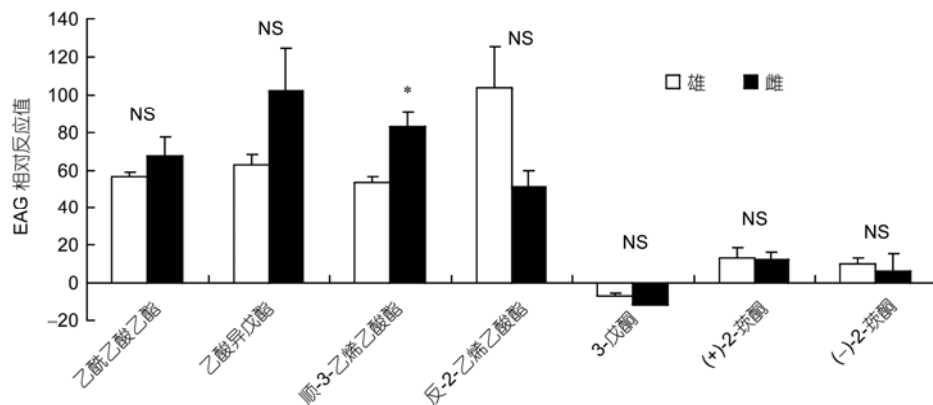


图4 美国白蛾雌蛾和雄蛾对酯类和酮类化合物的触角电生理反应比较

物要比酮类化合物敏感。对乙酸异戊酯的 EAG 反应最强, 其反应值超过了壬醛, 与壬醛没有显著性差异; 其次分别是顺-3-己烯乙酸酯、乙酸乙酯和反-2-己烯乙酸酯, 三者之间没有显著性的差异, 它们的 EAG 相对反应值都超过了 51%; 美国白蛾雌蛾对酮类化合物的 EAG 反应较弱, 其相对反应值都低于 13%, 对 3-戊酮的反应为负值($N=30$)。

美国白蛾雄蛾对所试的酯类化合物比酮类化合物敏感。对反-2-己烯乙酸酯的 EAG 反应最强, 其反应值超过了壬醛, 与壬醛没有显著性差异, 但与其他所测试的酯类都存在显著性的差异($P<0.05$); 其次分别是乙酸异戊酯、顺-3-己烯乙酸酯和乙酸乙酯, 三者之间没有显著性的差异, 它们的 EAG 相对反应值都超过了 56%; 同雌蛾相似, 雄蛾对酮类化合物的 EAG 反应一样较弱, 其相对反应值都低于 14%, 对 3-戊酮的反应亦为负值($N=30$)。

我们发现, 除了顺-3-己烯乙酸酯, 美国白蛾雌蛾和雄蛾对所测试的其他酯类和酮类化合物的反应皆不存在差异。

美国白蛾雌蛾和雄蛾对所试的酯类化合物比酮类化合物敏感, 美国白蛾雌蛾和雄蛾的 EAG 反应最强的化合物有所不同, 雌蛾对乙酸异戊酯最敏感, 而雄蛾对反-2-己烯乙酸酯最敏感, 雌蛾和雄蛾对乙酸异戊酯及反-2-己烯乙酸酯的反应没有显著性差异。

2.5 美国白蛾成虫对芳香族化合物的触角电生理反应

图 5 所示为美国白蛾对芳香族化合物的触角电位反应结果, 就所测试的芳香族化合物而言, 美国白蛾雌蛾对苯乙酮的 EAG 反应最强, 其反应值超过了壬醛, 与壬醛没有显著性差异, 与其他所测试的芳香族化合物都存在显著性的差异($P<0.05$); 其次分别是苯

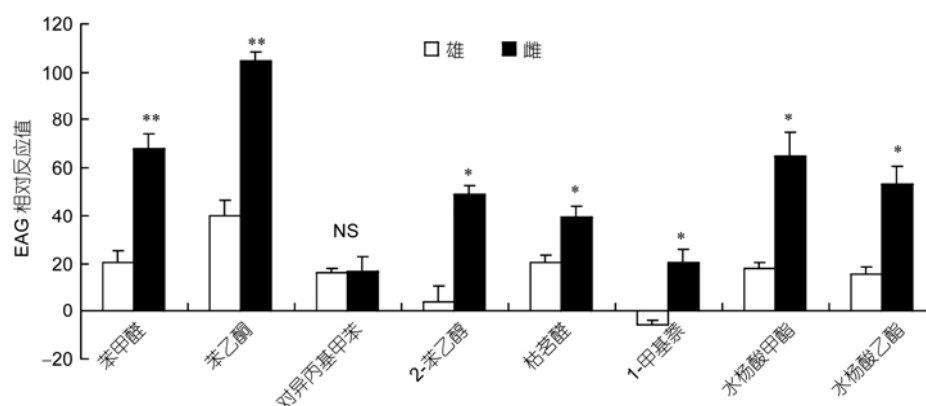


图5 美国白蛾雌蛾和雄蛾对芳香族化合物的触角电生理反应比较

甲醛和水杨酸甲酯,二者之间没有显著性的差异,它们的EAG相对反应值都超过了64%;美国白蛾雌蛾对对异丙基甲苯的EAG反应最弱,其相对反应值低于17%。

美国白蛾雄蛾对苯乙酮的EAG反应也是最强,但其相对反应值仅为40%,与壬醛存在显著性差异($P<0.05$),与其他所测试的芳香化合物都存在显著性的差异($P<0.05$);其次分别是苯甲醛、枯茗醛、水杨酸甲酯、对异丙基甲苯和水杨酸乙酯,五者之间没有显著性的差异,但是它们的EAG相对反应值都低于21%;美国白蛾雄蛾对1-甲基萘的EAG反应为负值($N=30$)。

除了对异丙基甲苯,美国白蛾雌蛾和雄蛾对所测试的其他芳香族化合物的反应皆有显著性的差异。

美国白蛾雌蛾对所试的芳香族化合物要比雄蛾相对敏感,反应值相对较高;美国白蛾雌蛾和雄蛾都对苯乙酮的反应最为强烈,而对对异丙基甲苯和1-甲基萘反应较弱,尤其雄蛾对1-甲基萘出现了负值。

2.6 美国白蛾成虫对胺(氨)类化合物的触角电生理反应

图6所示为美国白蛾对胺(氨)类化合物的触角电位反应结果,就所测试的胺(氨)类化合物而言,美国白蛾雌蛾对腐胺的EAG反应最强,其次是尸胺、二乙胺和甲胺,四者之间没有显著性差异,但四者与壬醛存在显著性差异($P<0.05$);美国白蛾雌蛾对乙二胺和氨水的EAG反应较弱,尤其对乙二胺是负值($N=30$)。

美国白蛾雄蛾亦是对腐胺的EAG反应最强,与壬醛存在显著性差异($P<0.05$);美国白蛾雌蛾对其他胺(氨)类化合物的反应都很弱,尤其对乙二胺、甲胺和氨水的EAG反应为负值($N=30$)。

除了乙二胺和氨水,美国白蛾雌蛾和雄蛾对所测试的其他胺类化合物的反应皆有显著性的差异。

美国白蛾雌蛾和雄蛾对所试的胺(氨)类化合物相对都比较弱,雌蛾的反应要比雄蛾相对敏感,反应

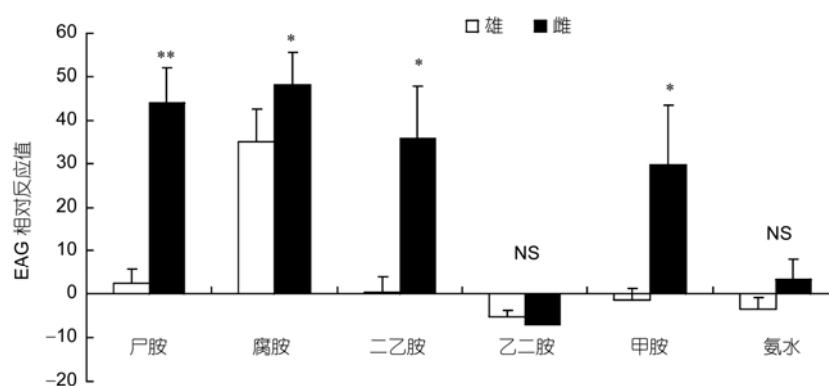


图6 美国白蛾雌蛾和雄蛾对胺(氨)类化合物的触角电生理反应比较

值相对较高；美国白蛾雌蛾和雄蛾都对腐胺的反应最为强烈，同时对乙二胺皆出现了负值，尤其雄蛾对甲胺和氨水亦出现了负值。

2.7 美国白蛾雄蛾对几种化合物的剂量反应

通过以上研究我们筛选出了一些对美国白蛾雄蛾具有较强 EAG 活性的化合物，按照反应强度高低的顺序分别是反-2-己烯乙酸酯>壬醛>己醛>反-2-己烯醛>己醇>乙酸异戊酯>顺-3-己烯乙酸酯，同时我们选择了这 7 种高活性的化合物以研究美国白蛾雄蛾对它们的剂量反应。

美国白蛾雄蛾对 7 种化合物的反应都是随着剂量的增加而增强，而且雄蛾对每种化合物最高剂量 1000 μg 的相对反应值都与同种化合物其他剂量的相对反应值反应有显著性的差异；反-2-己烯乙酸酯、正己醛和反-2-己烯醛三者在剂量为 1, 10, 100 μg 的情况下，雄蛾对这三种剂量的反应没有显著性的差异；壬醛的 4 种剂量之间都相互存在显著性的差异；己醇、乙酸异戊酯和顺-3-己烯乙酸酯在 1 和 10 μg 剂量下没有显著性的差异，但这两种剂量与 100 μg 剂量皆存在显著性的差异(乙酸异戊酯除外，其在剂量 10 和 100 μg 之间差异不显著)(表 2)。

3 结论

本研究测定了 55 种化合物对美国白蛾雌蛾和雄蛾的 EAG 反应，发现雄蛾反应较强的化合物分别是(按照反应强度大小排列)：反-2-己烯乙酸酯、壬醛、己醛、反-2-己烯醛、己醇、乙酸异戊酯、顺-3-己烯乙酸酯、乙酰乙酸乙酯、香茅醛、(+)-香茅醛；雌蛾反应较强的化合物分别是(按照反应强度大小排列)：己醇、己醛、苯乙酮、乙酸异戊酯、壬醛、反-2-己烯醛、顺-3-己烯乙酸酯、香茅醛、顺-3-己烯-1-醇、反-2-己烯醇。

对美国白蛾成虫具有较强 EAG 活性的化合物多是些脂肪族的衍生物，尤其是以 6 个碳的醛、醇和酯为主的绿叶气味。通常，无论化合物末端是何官能团，大多数的昆虫对 6 个碳的直链化合物要比 5, 7 和 8 个碳的直链化合物有更强的触角电生理反应^[13~16]。比如，脂肪醇对棉铃虫(*Heliothis armigera*)处女雌蛾激发明显的 EAG 反应，反应的强度因化合物碳链长度有所不同，以 1-己醇的反应强度最大。Burguiere 等人^[17]认为棉铃虫雌蛾对 1-己醇的反应如此强烈的原

表 2 美国白蛾雄蛾对不同剂量的 7 种化合物的触角电生理反应

化合物	剂量(μg)	触角反应值与标准化化合物的比率 ^{a)} (Means $\pm$ SE)
反-2-己烯乙酸酯	1	4.06 $\pm$ 1.31b
	10	24.29 $\pm$ 4.91b
	100	28.82 $\pm$ 2.98b
	1000	103.84 $\pm$ 21.64a
壬醛	1	0.16 $\pm$ 0.38d
	10	4.72 $\pm$ 1.28c
	100	24.09 $\pm$ 1.35b
	1000	100a
正己醛	1	2.02 $\pm$ 0.05b
	10	10.42 $\pm$ 0.25b
	100	19.12 $\pm$ 1.01b
	1000	96.52 $\pm$ 22.77a
反-2-己烯醛	1	7.17 $\pm$ 2.39b
	10	18.93 $\pm$ 5.25b
	100	27.00 $\pm$ 1.78b
	1000	93.62 $\pm$ 15.89a
正己醇	1	3.95 $\pm$ 1.20c
	10	9.42 $\pm$ 0.54c
	100	27.88 $\pm$ 0.46b
	1000	79.34 $\pm$ 4.37a
乙酸异戊酯	1	6.53 $\pm$ 1.64c
	10	9.81 $\pm$ 2.08bc
	100	20.57 $\pm$ 5.54b
	1000	62.44 $\pm$ 5.78a
顺-3-己烯乙酸酯	1	5.67 $\pm$ 2.70c
	10	9.39 $\pm$ 3.82c
	100	24.26 $\pm$ 7.05b
	1000	53.54 $\pm$ 2.90a

a) 标准化合物为 1000 μg 的壬醛；每种化合物 4 种不同的剂量之间进行方差分析，不同字母表示用 Duncan's 检验在 $P=0.05$ 水平上存在显著性差异

因不仅仅在于 1-己醇自身的挥发性，更在于棉铃虫雌蛾对 1-己醇比其他脂肪醇类化合物有更强的敏感性。美国白蛾雌蛾和雄蛾也都对正己醇的反应强于正丁醇、正庚醇、正辛醇和正癸醇，印证了昆虫对 6 个碳的直链化合物要比 5, 7 和 8 个碳的直链化合物有更强的 EAG 反应这一规律。

美国白蛾雄蛾对正己醛和反-2-己烯醛的反应要比相应的醇，即正己醇和反-2-己烯醇的敏感，表现

出不饱和化合物比相应的饱和化合物对昆虫的 EAG 反应更强的规律^[16,18-20], 也表明了化学官能团对美国白蛾成虫 EAG 反应有一定影响. Burguiere 等人^[17]的研究结果表明, 棉铃虫雌蛾对 6 个碳的直链酮和醛的 EAG 反应比醇要低, 证明了化学官能团对昆虫 EAG 反应的影响, 同时也证明了昆虫的 EAG 反应与化合物的挥发性并不成正相关. 同样地, 棉铃虫雌蛾对所测试的不饱和化合物比相应的饱和化合物反应弱, 这一结果不仅在鳞翅目的昆虫中有所报道, Guerin 和 Städler^[21]对 3 种双翅目(Diptera)昆虫的研究也出现过类似的结果.

与所测试的脂肪族化合物相比, 美国白蛾雄蛾对芳香族化合物的反应较弱, 而雌蛾反应则相对较强, 其中苯乙酮激起的 EAG 反应尤为突出. 目前, 许多的芳香族化合物已经用作某些鳞翅目昆虫的引诱剂, 比如从大花六道木(*Abelia grandiflora*)^[22]花中释放的苯甲醛(benzaldehyde)、苯乙醛(phenylacetaldehyde)、2-苯乙醇(2-phenylethanol)和苯甲醇(benzyl alcohol)的混合物对粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)有较弱的引诱作用. Heath 等人^[23]还报道粉纹夜蛾对苯乙醛的触角电生理反应与对苯甲醛、乙酸苄酯(benzyl acetate)和苯乙醛三者混合物的反应强度相当. 我们推测能够激起较强 EAG 反应的苯乙酮, 也许能够具有长程引诱美国白蛾雌蛾的活性.

美国白蛾雌蛾和雄蛾对所试的萜烯类化合物反应相对都比较弱, 其中雌蛾和雄蛾对(-)- α -蒎烯和(+)- α -蒎烯的反应有显著性的差异, 表明了同种而不同性的昆虫对化合物的不同异构体有不同的选择性. 因此, 如果昆虫仅对化合物的某一种对映异构体有强烈的 EAG 反应, 那么应用化合物的外消旋体可能会降低昆虫的反应值. 但是, 在自然界中, 很多情况下植物挥发物未必就是仅存在化合物的单一对映异构体, 所以, 在实验室开展昆虫 EAG 实验, 很多时候也不一定非得选择纯的对映异构体^[17].

一般而言, 与空气清新的树林相比, 在具有不良气味的地方生长的寄主树木更易于遭到美国白蛾的危害, 这一现象启示我们是否不良气味如一些胺类物质, 对美国白蛾成虫也具有一定的引诱活性呢? 因此, 我们测试了一些胺(氨)类化合物对美国白蛾成虫的 EAG 反应, 结果表明, 美国白蛾雌蛾和雄蛾对所试的胺(氨)类化合物反应相对都比较弱. 正如没有哪一种单一化合物能够胜任作为马铃薯麦蛾

(*Phthorimaea operculella*)^[24]识别寄主植物的化学信号一样, 美国白蛾雌蛾对不良气味的识别亦有可能不是单一组分. 目前, 许多的食叶昆虫都是以寄主植物释放的特定比例的一组化合物混合物来识别寄主植物^[19]. 例如, 5 组分的酯类化合物(丁酸丁酯、己酸丙酯、己酸丁酯、丁酸己酯和己酸戊酯)引诱苹果实蝇(*Rhagoletis pomonella*)^[25]; 绿叶气味混合物反-2-己烯醛、顺-3-己烯-1-醇、反-2-己烯-1-醇和顺-3-己烯乙酸酯是马铃薯叶甲(*Leptinotarsa decemlineata*)寻找寄主的气味信号^[13,20,26]. 因此美国白蛾对不良气味的识别也可能是一组混合物.

我们的研究表明美国白蛾雌蛾对所测试的化合物的 EAG 反应普遍比雄蛾强. 有关雌性昆虫对植物挥发性次生性挥发物反应比雄性昆虫强的研究已有过一些报道^[4,25,27-30], 雌性昆虫因为需要产卵, 所以对于植物源气味的敏感性就要高出一些, 同时植物源挥发物质对于雌性产卵行为也有影响^[31]. 从功能上说, 这可能是因为鳞翅目雌性个体的触角上含有较多数量的对植物挥发物敏感的嗅觉感受器^[29].

绿叶气味已被认为是一种利他素^[32]. 许多的研究表明, 雄性昆虫对性信息素的嗅觉反应极大地受绿叶气味影响^[5,6,15,33]. 植物源次生化合物结合信息素的定位曾报道过对棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)具有长程的引诱增效作用^[34]. 美国白蛾雄蛾对反-2-己烯乙酸酯、壬醛、己醛、反-2-己烯醛、己醇、乙酸异戊酯和顺-3-己烯乙酸酯的 EAG 反应较强, 可能与这些化合物能够刺激性信息素感受器有关, 而且这些化合物可能对性信息素有增效作用. 美国白蛾成虫敏感的化合物中, 植物源的成分占有很大比重, 而且很多成分被认为是取食或者产卵作用诱导的次生化合物^[35,36], 被诱导的植物源次生物质作用并不单一, 通常被认为与植物被动防御作用有关^[35,36], 但是也存在引诱某些种类昆虫的作用, 特别是寄生蜂等植食性昆虫的天敌^[37]. 因此这些具有电生理活性的植物源次生物质, 可以在一定程度上揭示出美国白蛾入侵的机理, 即在植物源气味物质和信息素的协同作用下, 寻找寄住与配偶, 从而实现入侵. 而具备电生理活性的一些取食诱导的化合物, 更是暗示了美国白蛾具有更广泛的适应性, 保证了其强大的入侵能力. 另一方面, 植物源气味的化合物可以应用来作为一种协同剂, 与信息素诱芯一同使用, 从而起到增强诱捕效率的作用.

参考文献

- 1 Kesselmeier J, Staudt M. Biogenic volatile organic compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. *J Atmos Chem*, 1999, 33: 23–88
- 2 Howard R W, Blomquist G J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu Rev Entomol*, 2005, 50: 371–393
- 3 Landolt P J. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annu Rev Entomol*, 1997, 42: 371–391
- 4 Light D M, Flath R A, Buttery R G, et al. Host-plant green-leaf volatiles synergize the synthetic sex pheromones of the corn earworm and codling moth (Lepidoptera). *Chemoecology*, 1993, 4: 145–152
- 5 Dickens J C, Visser J H, Van-Der-Pers J C N. Detection and deactivation of pheromone and plant odor components by the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J Insect Physiol*, 1993, 39: 503–516
- 6 Dickens J C, Smith J W, Light D M. Green leaf volatiles enhance sex attractant pheromone of the tobacco budworm, *Heliothis virescens* (Lep. Noctuidae). *Chemoecology*, 1993, 4: 175–177
- 7 苏茂文, 方宇凌, 陶万强, 等. 入侵害虫美国白蛾性信息素组分的鉴定和野外活性评估. *科学通报*, 2008, 53: 191–196
- 8 Hill A S, Kovalev B G, Nikolaeva L N, et al. Sex-pheromone of the fall webworm moth, *Hyphantria cunea*. *J Chem Ecol*, 1982, 8: 383–396
- 9 Reddy G V, Guerrero A. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 253–261
- 10 Travis H J. The effect of eastern tent caterpillar (*Malacasoma americanum*) infestation on fall webworm (*Hyphantria cunea*) selection of black cherry (*Prunus serotina*) as a host tree. *Am Midl Nat*, 2005, 153: 270–275
- 11 D'alessandro M, Turlings T C J. Advances and challenges in the identification of volatiles that mediate interactions among plants and arthropods. *Analyst*, 2006, 131: 24–32
- 12 Li W G, Zhang L W, Wang C, et al. Analysis of mulberry leaf volatile components by static headspace-gas chromatography-mass spectrometry (in Chinese). *Canye Kexue*, 2009, 35: 355–361
- 13 Visser J H. Electroantennogram responses of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, to plant volatiles. *Entomol Exp Appl*, 1979, 25: 86–97
- 14 Kozłowski M W, Visser J H. Host plant related properties of the antennal olfactory system in the oak flea weevil, *Rhynchaenus quercus*. electroantennogram study. *Entomol Exp Appl*, 1981, 30: 169–175
- 15 Dickens J C. Olfaction in the boll weevil *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera Curculionidae) electroantennogram studies. *J Chem Ecol*, 1984, 10: 1759–1786
- 16 Light D M, Jang E B, Dickens J C. Electroantennogram responses of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, to a spectrum of plant volatiles. *J Chem Ecol*, 1988, 14: 159–180
- 17 Burguiere L, Marion-Poll F, Cork A. Electrophysiological responses of female *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic host odours. *J Insect Physiol*, 2001, 47: 509–514
- 18 Visser J H. Differential sensory perception of plant compounds by insects. *Am Chem Soc Symp Ser*, 1982, 208: 215–230
- 19 Visser J H. Host odour perception in phytophagous insects. *Ann Rev Entomol*, 1986, 31: 121–144
- 20 Thierry D, Visser J H. Masking of host plant odour in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle. *Entomol Exp Appl*, 1986, 41: 165–172
- 21 Guerin P M, Städler E. Host odour perception in three phytophagous Diptera: A comparative study. In: Visser J H, Minks A K, eds. *Proceedings of the Fifth International Symposium on Insect-Plant Relationship*, Purdoc, Wageningen, 1982. 95–105
- 22 Haynes K F, Zhao J Z, Latif A. Identification of floral compounds from *Abelia grandiflora* that stimulate upwind flight in cabbage looper moths. *J Chem Ecol*, 1991, 17: 637–647
- 23 Heath R R, Landolt P J, Dueben B, et al. Identification of floral compounds of night-blooming jessamine attractive to cabbage looper moths. *Environ Entomol*, 1992, 21: 854–859
- 24 Das P D, Raina R, Prasad A R, et al. Electroantennogram responses of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera Gelechiidae) to plant volatiles. *J Biosci*, 2007, 32: 339–349
- 25 Zhang A J, Linnjr C, Wright S, et al. Identification of a new blend of apple volatiles attractive to the apple maggot, *Rhagoletis pomonella*. *J Chem Ecol*, 1999, 25: 1221–1233
- 26 Visser J H, Ave D A. General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomol Exp Appl*, 1978, 24: 538–549

- 27 Van-Der-Pers J N C. Comparison of electroantennogram response spectra to plant volatiles in seven species of *Yponomeuta* and in the tortricid *Adoxophyes orana*. Entomol Exp Appl, 1981, 30: 181–192
- 28 Ramachandran R, Khan Z R, Caballero P, et al. Olfactory sensitivity of two sympatric species of rice leaf folders (Lepidoptera Pyralidae) to plant volatiles. J Chem Ecol, 1990, 16: 2647–2667
- 29 Raguso R A, Light D M, Pickersky E. Electroantennogram responses of *Hyles lineata* (Sphingidae Lepidoptera) to volatile compounds from *Clarkia breweri* (Onagraceae) and other moth-pollinated flowers. J Chem Ecol, 1996, 22: 1735–1767
- 30 Malo E A, Cruz-López L, Toledo J, et al. Behavioral and electrophysiological responses of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) to grava volatiles. Fla Entomol, 2005, 88: 364–371
- 31 Hare J D. Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects. Annu Rev Entomol, 2011, 56: 161–180
- 32 Ruther J, Reinecke A, Hilker M. Plant volatiles in the sexual communication of *Melolontha hippocastani* response towards time-dependent bouquets and novel function of (Z)-3-hexen-1-ol as a sexual kairomone. Ecol Entomol, 2002, 27: 76–83
- 33 Dickens J C. Green leaf volatiles enhance aggregation pheromone of the boll weevil *Anthonomus grandis*. Entomol Exp Appl, 1989, 52: 191–203
- 34 Lu Y J, Zhang X X. Effects of interaction of plant volatiles and sex pheromone on EAG response of *Helicoverpa armigera* (Huebner) (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2003, 23: 308–313
- 35 Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. Science, 2001, 291: 2141–2144
- 36 Kessler A, Baldwin I T. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. Annu Rev Plant Biol, 2002, 53: 299–328
- 37 Dicke M, Hilker M. Induced plant defences: From molecular biology to evolutionary ecology. Basic Appl Ecol, 2003, 4: 3–14