

昆虫产卵分泌物的产生方式、成分及功能

金 凤^{1,2}, 嵇保中^{2,*}, 刘曙雯³, 田 铃², 高 洁²

(1. 金陵科技学院园艺学院, 南京 210038; 2. 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037;

3. 江苏省南京中山陵园管理局, 南京 210014)

摘要: 产卵是昆虫生活史中的重要阶段。绝大多数昆虫产卵前后都会产生分泌物用于卵的粘着和覆盖, 这些分泌物起到保护卵及初孵幼虫的作用; 有些昆虫还通过产卵分泌物对卵进行标记, 进而影响种群、个体间对现有资源的有效利用。产卵分泌物是昆虫进化过程中的一种适应, 一般具有特定的生理和生态学功能, 影响着种群数量的变化。本文阐述了不同昆虫产卵分泌物的产生方式及物理性状, 并对产卵分泌物的组成、功能、分泌器官以及产卵分泌物中微生物的研究进展进行了综述。

关键词: 昆虫; 产卵; 分泌物; 组成; 功能; 微生物

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2009)09-1008-09

Deposition modes, components and functions of secretions associated with oviposition in insects

JIN Feng^{1,2}, JI Bao-Zhong^{2,*}, LIU Shu-Wen³, TIAN Ling², GAO Jie² (1. Department of Horticulture, Jinling College of Science and Technology, Nanjing 210038, China; 2. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 3. The Administration of Dr. Sun Yat-sen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: Oviposition is the important life phase in insects. Before, during or after egg-laying, most females deposit secretions near eggs. These secretions may serve as egg-adhesive substances or egg-cover substances and protect eggs and early larvae. Some insects also use the secretions as egg marking pheromones which can mediate intra- and inter-specific competition of natural resources. Considering the specific physiological and ecological functions and the influence on population densities, the deposition of secretions associated with oviposition is an evolutionary adaptation. In this article, we reviewed the deposition and physical characteristics of secretions during oviposition in various insects, and the chemical components, possible functions and excretion organs of the secretions and the microbe species in them were also summarized.

Key words: Insect; oviposition; secretions; component; function; microbe

昆虫种类繁多, 产卵方式多样, 但产卵前后产生分泌物用于卵的粘着、覆盖, 封堵产卵场所, 形成特殊保护物的现象在不同昆虫中普遍存在。产卵分泌物产生的时间、性状、组成和功能, 以及产卵分泌物的来源, 随产卵方式、昆虫种类的不同而有所差异, 某些产卵分泌物组分和功能具有种特异性。有些昆虫产卵分泌物中还含有调节同种或其他种昆虫产卵行为的化学信息物质, 影响着昆虫对寄主的产卵选择和寄主资源的有效利用(魏建荣等, 2007)。产卵分泌物是昆虫在长期进化过程中获得

的一种适应, 一般具有特定的生理和生态学功能, 对种群繁衍具有重要意义。

1 昆虫产卵与产卵分泌物的产生方式

昆虫常见的产卵方式主要有: 单产或块产, 直接产在植物或固体基质表面等裸露处, 或产于动植物体内以及固体基质裂缝等隐蔽处。也有些昆虫将卵包裹在特殊保护物内再产出体外。产卵方式不同, 产卵分泌物排出体外的时期和物理性状也各不

基金项目: 国家自然科学基金项目(30271086, 30471399); 江苏省高校自然科学研究计划项目(04KJB180053)

作者简介: 金凤, 女, 1973年11月生, 吉林抚松人, 博士, 讲师, 主要从事园艺园林植物害虫生理以及发生、防治的研究, E-mail: jf888@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence, Tel.: 025-85427185; E-mail: jbz9885@njfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2009-04-07; 接受日期 Accepted: 2009-06-27

相同。

卵单粒或多粒块状产在植物或固体基质表面的昆虫,其产卵分泌物一般是在卵排出前,由雌虫产生并包裹在卵的周围一起排出,或者先于卵排出,如半翅目、鞘翅目部分种类、脉翅目、鳞翅目及膜翅目针尾类等昆虫。这类产卵分泌物的物理性状随种类不同而不同。如产卵于叶背主脉附近的杜鹃冠网蝽 *Stephanitis pyriodes*, 覆盖和粘着卵的分泌物呈黑色胶状物;常将卵直立排列成块产于叶背或嫩枝叶柄处的白杨叶甲 *Chrysomela populi*, 其分泌物为白色胶状物;而苹果巢蛾 *Yponomeuta padella* 用红褐色胶状物将卵粘附于植物上。草蛉的卵十几粒产于同一处,其产卵分泌物形成白色丝状卵柄将卵悬于植物或固体表面上,以阻止先孵化出的幼虫对其他卵的取食。有些产卵于水中的昆虫,如蜉蝣目、毛翅目、蜻蜓目部分种类、双翅目摇蚊科等,往往成团产卵,由产卵分泌物形成胶质卵鞘包裹于卵块外,再产于水中。

产卵于植物组织内的昆虫,一般将卵排出后,产生分泌物用于修复产卵刻槽或堵塞产卵孔。鞘翅目的桑天牛 *Apriona germari*、星天牛 *Anoplophora chinensis*、碎斑簇天牛 *Aristobia voeti*、松墨天牛 *Monochamus alternatus*、光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*、云斑天牛 *Batocera horsfieldi*、青杨天牛 *Saperda populnea* 等,多产卵于寄主植物枝条或枝干的韧皮部或木质部中,一般在产卵前先咬刻槽,产卵后常有排出分泌物封闭刻槽的习性(Anbutsu and Togashi, 2000;蒋芝云等, 2004;张永慧等, 2006;金凤等, 2007)。天牛种类不同,产卵分泌物物理性状也有所不同。鞘翅目象甲类昆虫,一般将卵产在咬好的产卵孔中,产卵后排出不同分泌物盖住产卵孔,如:杨干象 *Cryptorrhynchus lapathi* 常产生黑色分泌物封堵产卵孔;甘薯肖叶甲 *Colasposoma dauricum* 一般将卵成堆产在茎内,先选择没有叶鞘包围的茎部咬园形产卵孔,卵全部产出后尾部分泌黑绿色胶状物封闭孔口。

具有发达产卵器的同翅目昆虫,一般先将卵产在用产卵器制作的产卵槽或产卵痕内,随后产生分泌物隐藏产卵处。山东广翅蜡蝉 *Ricania shantungensis* 雌虫在嫩枝上制作一深达木质部的产卵痕,再将卵分 2 行整齐排列在产卵痕内,每行 6~25 粒,最后分泌白色蜡丝遮盖在卵上(李苏萍等, 2006)。长绿飞虱 *Saccharosydne procerus* 主要产卵在茭白叶片背面中脉组织内,单产或块产,卵一

端稍露出,卵孔不连成卵痕,产卵后裸露的卵表也覆盖有浓厚的白蜡粉(陈金安, 1994)。

产卵于固体基质缝隙中的昆虫,其产卵分泌物多分两次排出体外,即卵产出前先分泌部分分泌物于固体基质缝隙中,卵排出体外后,再次排出分泌物覆盖卵或与前面排出的分泌物形成卵鞘将卵包裹起来。一般产卵前、后所排出分泌物的物理性状相同,但来自不同种类昆虫的分泌物,物理性状有所差异。胸窗萤 *Pyrocoelia pectoralis* 常将卵产于土缝、落叶及其他隐蔽场所,卵壳外包被一层浅褐色具有特殊气味的粘稠状分泌物(王余勇等, 2007)。锈色粒肩天牛 *Apriona swainsoni* 常产卵于用口器咬平的树皮缝隙底部,产卵前后排出的分泌物均为草绿色糊状粘液(贺春玲等, 2004)。

螳螂科、蜚蠊目、啮虫目及水龟虫等产卵时均由分泌物形成特殊保护物,这类分泌物或伴随卵一起产出后形成特殊保护物,或在卵排出体外前即形成包裹卵的特殊保护物。螳螂科昆虫的卵埋藏在产卵分泌物形成的海绵状卵鞘内,固定于树枝上。蜚蠊将卵藏在分泌物形成的包莖状卵鞘内排出体外(徐绍锐等, 2006)。啮虫目及水龟虫卵无卵鞘保护,而是包被于由分泌物形成的丝织卵茧内,再产出。

2 昆虫产卵分泌物的组成和功能

昆虫产卵分泌物成分较为复杂,目前还缺少较全面系统的研究。对产卵分泌物成分和功能的研究主要集中在部分功能性组分上。昆虫产卵分泌物最原始的功能主要与营造胚胎发育环境和保护卵有关,即防止水分蒸发,阻止天敌破坏,为卵发育创造良好环境。此外,产卵分泌物中某些物质还有标记产卵场所(产卵标记信息素,包括产卵忌避信息素、产卵抑制信息素、产卵刺激信息素等),促使种间和种内个体间合理分配空间,最大限度利用资源等功能。有些昆虫的产卵分泌物中还含有利它素,能够诱导寄主植物产生益己素,或吸引天敌前来产卵。

产卵分泌物是在长期进化中,伴随昆虫繁殖、防御和信息交流而逐步发展的,在昆虫行为和化学生态方面起重要作用。昆虫种类不同,产卵方式不同,产卵分泌物的组成和功能也不同。

2.1 基本组成及功能

绝大多数鳞翅目昆虫将卵直接单产或块产于固体或植物表面,这类昆虫产卵分泌物的基本功能是

包裹卵并将卵粘附固定于植物表面。一般这种分泌物都对寄主植物有较强的附着力,如对家蚕 *Bombyx mori* 产卵时所分泌胶状物的研究表明,其平均粘性强度可达 11.8 kg/cm^2 ,是一种较好的生物粘合剂(Yoshida and Nagata, 1997; Yago *et al.*, 2001)。另外,昆虫种类不同,包裹卵的分泌物含量明显不同。对比柞蚕 *Antherea pernyi* 与普通家蚕卵表胶状物含量,结果表明,每粒柞蚕卵卵表胶状物含量约 1.01 mg ,而普通家蚕卵表面胶状物含量明显少于柞蚕,约是柞蚕的 $1/30$ (朱保健等, 2003)。

对家蚕卵表胶状物成分的研究表明,此分泌物主要由水(85%)、蛋白质(11%)及一些游离氨基酸和碳水化合物组成。SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)分析发现,分泌物蛋白质电泳图谱中主要含有2条分子量较大的蛋白质条带(Amornsak *et al.*, 1992)。通过酸水解法对家蚕产卵分泌物蛋白质的氨基酸组成进行分析,发现了18种氨基酸,其中谷氨酸含量最高,其次分别是甘氨酸和天冬氨酸,半胱氨酸含量最少(朱保健等, 2003)。

直接产卵于植物或固体表面的昆虫,其种类不同,产卵分泌物蛋白质组分也有差异。鳞翅目昆虫产卵分泌物主要来自雌蛾粘液腺。对不同雌蛾粘液腺内容物的电泳分析表明:柞蚕雌蛾粘液腺分泌物SDS-PAGE电泳图谱中主要出现了7条分子量较低的蛋白质条带;柳蚕 *Actias selene* Hübner 的粘液腺分泌物主要含有1条高分子量和6条低分子量蛋白质条带;家蚕雌蛾粘液腺胶状物中蛋白质得到了9条低分子量条带(朱保健等, 2004; 朱保健, 2005)。

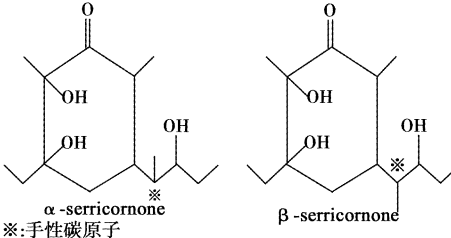
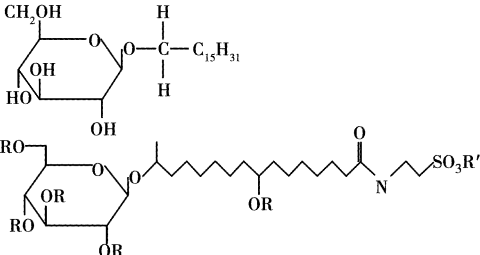
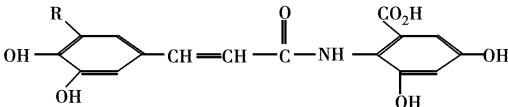
具有刻槽产卵习性的昆虫,如鞘翅目部分天牛,其产卵分泌物基本功能可能主要与卵室营造、产卵刻槽封闭有关。此类昆虫产卵分泌物由雌虫排出体外的时期,与在植物或其他固体表面产卵的昆虫明显不同,其产卵行为也更为复杂,组成也有所不同。桑天牛在咬好的刻槽内产完卵后,即分泌透明粘性胶状物涂抹、封闭刻槽,分泌物主要含有80.10%水、2.29%可溶性蛋白、0.49%可溶性糖、0.05%游离氨基酸等成分。其中分泌物蛋白质PAGE电泳图谱呈现明显的1条谱带,而SDS-PAGE电泳图谱中出现6条蛋白质条带,2条高分子量条带和4条低分子量条带(金凤等, 2008)。对有刻槽产卵习性天牛产卵分泌物基本成分和功能的研究,有利于深入了解此类天牛的刻槽产卵习性,揭示雌成虫对卵和初孵幼虫的保护机制。

2.2 产卵标记信息素的组成及功能

产卵标记信息素(oviposition marking pheromones, OMPs)是由昆虫产生并标记在卵上或产卵处附近的化学标记物,主要起到调节昆虫产卵行为的作用,通过阻止自身或同种其他个体对已标记寄主的产卵选择或减少产卵量来减少后代对寄主资源的竞争(Rosi *et al.*, 2001; Chen and Cheng, 2005; 江望锦等, 2005)。有些昆虫产卵标记信息素还起到诱集产卵期雌虫聚集产卵的作用,也有些昆虫产卵分泌物中含有利它素,能够刺激或加强被害寄主对寄生天敌的吸引(Schröder *et al.*, 2007)。

昆虫产卵分泌物中产卵标记信息素的成分和功能,在不同种类昆虫中差异较大,目前,已对多种昆虫产卵标记信息素的组成和功能进行了研究报道。鞘翅目捕食性昆虫瓢虫 *Aphidecta oblitterata*、二星瓢虫 *Adalia bipunctata*、七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、狭臂瓢虫 *C. transversalis*、瓢虫 *Propylea dissecta* 等产卵后分泌于卵上的产卵标记信息素,主要起到忌避产卵和取食、促进扩散行为等作用(Omkar *et al.*, 2004; Oliver *et al.*, 2006; 慕莉莉和李国清, 2007)。膜翅目广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens*、玉米螟赤眼蜂 *T. ostrinae* 等约200种昆虫被报道产卵后有标记寄主的现象,标记物也起到忌避产卵、促进资源利用的作用(李国清, 2006; 练永国等, 2007)。对鞘翅目的绿豆象 *Callosobruchus chinensis*、四纹豆象 *C. maculatus*、菜豆象 *Acanthoscelides obtectus*、烟草甲 *Lasioderma serricorne*、甘蓝茎象甲 *Ceutorhynchus assimilis*, 双翅目的苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella*、欧洲樱桃实蝇 *R. cerasi*; 鳞翅目的大菜粉蝶 *Pieris brassicae*、菜粉蝶 *P. rapae*、欧洲葡萄卷蛾 *Lobesia botrana*、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 等植食性昆虫产卵行为的观察研究发现,雌虫产卵时分泌到卵上或产卵处的粘液中,也含有调节同种或其他种个体产卵行为的信息素(Szentesi, 1981; Messina and Renwick, 1985; Klijnstra, 1985; Messina *et al.*, 1987)。双翅目蚋科 *Simulium damnosum* 复合种、白蛉 *Lutzomyia longipalpis*、致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* 等的产卵分泌物中均含有产卵聚集信息素,而产卵忌避信息素、刺激信息素在埃及斑蚊 *Aedes aegypti* 卵表提取物中同时存在。直翅目沙漠蝗卵囊内泡沫状物质的挥发物中,也有对同种怀卵雌蝗起显著引诱和促进产卵作用的聚集信息素。

表 1 昆虫产卵分泌物部分组分及功能
Table 1 Components and functions of partial secretions during insect oviposition

昆虫种类 Species	化学组成 Components	功能 Functions	作用对象 Targets	参考文献 References
二星瓢虫 <i>Adalia bipunctata</i>	9-甲基-二十三烷、7-甲基-二十三烷、二十一烷、二十二烷和二十三烷等	产卵忌避、取食、促进扩散行为	同种个体	Hemptinne and Dixon, 2000
七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i>	直链烷烃，碳链长度从 22 碳至 29 碳，其中奇数碳烷烃占主要部分	产卵忌避、取食、促进扩散行为	同种个体	Hemptinne and Dixon, 2000
绿豆象 <i>Callosobruchus chinensis</i>	棕榈酸、硬脂酸、油酸、亚油酸、丁酸、三乙酸甘油酯	产卵忌避信息素	同种及近缘种个体	Oshima <i>et al.</i> , 1973
烟草甲 <i>Lasioderma serricorne</i>	 α-serricornone β-serricornone ※:手性碳原子	产卵忌避信息素	同种雌虫	Howlader and Ambadkar, 1995; Imai <i>et al.</i> , 1990
欧洲樱桃实蝇 <i>Rhagoletis cerasi</i>	 (1) R=H, R' =H, Na (2) R=CH ₃ CO, R' =H, Na	产卵忌避信息素	同种及近缘种雌虫	Katsoyannos, 1975; Hurter <i>et al.</i> , 1987
大菜粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>	 (1) R=OH (2) R=H (3) R=O- β-glucopyranosyl	产卵忌避信息素	同种及近缘种雌虫	Blaakmeer <i>et al.</i> , 1994
欧洲葡萄卷蛾 <i>Lobesia botrana</i>	直链脂肪酸(脂)	产卵忌避信息素	同种及近缘种雌虫	Thiery <i>et al.</i> , 1992
欧洲玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i>	棕榈油酸、棕榈酸、亚油酸、硬脂酸	产卵忌避信息素	同种雌虫	Bell and Carde, 1984
甘蓝茎象甲 <i>Ceutorhynchus assimilis</i>	烷烃、二甲基萜、烯烃、脂肪酸、胆固醇、15-nonacosanone、15-nonacosanol	产卵忌避信息素	同种雌虫	Mudd <i>et al.</i> , 1997
蚱科 <i>Simulium damnosum</i> 复合种	一种分子式为 C ₂₁ H ₄₀ ，有 1 个甲烷基分叉，位于链末端，含 2 个不饱和键，1 个位于 17 位，另 1 个不在甲烷基分叉基团内；另一种分子式为 C ₂₁ H ₄₂ ，有 1 个甲烷基分叉，位于链末端，双链位置在甲烷基分叉基团之内	产卵聚集信息素	同种怀卵雌虫	王荫长, 2001
白蛉 <i>Lutzomyia longipalpis</i>	月桂酸	产卵聚集信息素	同种怀卵雌虫	Dougherty and Hamilton, 1997
致倦库蚊 <i>Culex quinquefasciatus</i>	(5R,6S)-6-乙酰氧基-5-十六酸内酯	产卵聚集信息素	同种怀卵雌虫	Braks <i>et al.</i> , 2007
埃及斑蚊 <i>Aedes aegypti</i>	正十二烷酸,(z)-9-十六碳烯酸	产卵聚集信息素	同种怀卵雌虫	Ganesan <i>et al.</i> , 2006
沙漠蝗 Desert locusts	1-苯乙酮,1, 2-二甲氧基苯	产卵聚集信息素	同种怀卵雌虫	王荫长, 2001
美洲大蠊 <i>Periplaneta americana</i>	6, 9-二十七碳二烯等	利它素	姬小蜂雌虫	Suiter <i>et al.</i> , 1996

此外,有些昆虫产卵分泌物中还含有利它素,如松叶蜂 *Diprion pini*、榆叶甲 *Xanthogaleruca luteola*、稻绿蝽 *Nezara viridula* 等昆虫的某些产卵分泌物可以刺激寄主植物产生挥发物,吸引卵寄生蜂 *Chrysonotomyia ruforum*、沟卵蜂 *Trissolcus basalis*、寡节小蜂 *Oomyzus gallerucae* 等前来产卵(Meiners and Hilker, 2000; Hilker *et al.*, 2002a, 2002b, 2005; Schröder *et al.*, 2007)。亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 卵表及其卵的提取液、交配但尚未产卵雌蛾附腺内含物对玉米螟赤眼蜂都有明显的吸引作用(白树雄等, 2004)。从美洲大蠊 *Periplaneta americana* 卵鞘提取的 6,9-二十七碳二烯等成分,对 77.6% 雌性姬小蜂 *Aprostocetus hagenowii* 有吸引作用。越橘绕实蝇 *Rhagoletis mendax* 能够识别其天敌茧蜂 *Diachasma alloeum* 的产卵标记信息素,从而避免在有天敌标记物存在的水果上产卵(Stelinski *et al.*, 2009)。

昆虫产卵分泌物中产卵标记信息素化学组成和功能的研究结果(表 1)表明:昆虫种类不同,产卵分泌物中信息素的化学组成也不同,有些昆虫的产卵信息素非常复杂,是由很多化合物混合而成(Bell and Carde, 1984)。

2.3 产卵分泌物中抗菌成分

少数昆虫产卵时还分泌抗菌物质到卵表。对地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 卵表附着成分的提取分析表明,其中含有一种水溶性的角毒素肽类物质(ceratotoxin peptides),具有抗菌活性,雌虫产卵时用这种物质涂抹卵表形成一层抗菌外衣(Marchini *et al.*, 1997)。

2.4 其他功能

此外,利用数码相机对百合负泥虫 *Lilioceris lili* 和辣根猿叶甲 *Phaedon cochleariae* 产卵行为进行拍摄,研究分析它们的产卵过程发现:不同种叶甲均将卵通过分泌物与植物组织相连,产卵分泌物与植物内部组织的接触方式在不同叶甲间明显不同,百合负泥虫产卵分泌物直接渗入植物表皮内,其近缘种隆顶负泥虫 *Lilioceris merdigera* 的产卵分泌物通过叶部气孔进入植物组织,而辣根猿叶甲产卵分泌物直接铺在表皮和部分叶肉咬出的产卵孔中;这些包裹着卵的分泌物可能与卵的呼吸功能有关(Müller and Rosenberger, 2006)。

3 昆虫产卵分泌物的分泌器官

植物或固体表面产卵的昆虫,其产卵分泌物包

裹于卵表产出或先于卵产出,如果属于后种产卵方式,一般卵多块产,所以,此类昆虫的产卵分泌物来自雌虫生殖系统,且在雌虫生殖系统中有贮藏器官,以满足一次大量排卵的需要。昆虫雌性附腺是此类产卵分泌物的主要来源器官。鳞翅目家蚕、柞蚕、柳蚕等产卵时均能由雌性附腺分泌大量胶状粘液,将卵粘附固定在外物上(靳远祥等, 2005)。

卵或卵块表面具有特殊保护物的昆虫,产卵分泌物也主要来自雌性附腺。蝗虫科的卵鞘主要是由卵巢管腺和侧输卵管前端的输卵管萼延伸成的附腺所分泌形成的;螳螂科的海绵状坚硬卵鞘,则是由一对开口于中输卵管的附腺分泌粘液混和空气气泡而组成;而蜚蠊的卵荚主要由开口于生殖腔背壁的一对胶腺分泌形成,但其形成步骤极为复杂,有 7 类细胞的参与;啮虫目及水龟虫的雌性附腺转变成丝腺,分泌物形成卵外面的丝织保护物,称“卵茧”(王荫长, 2001)。

植物体内产卵的昆虫,产卵分泌物由体内排出的时期与植物固体表面产卵昆虫明显不同,有关此类昆虫产卵分泌物来源的研究报道较少。具有刻槽产卵习性的天牛,产卵分泌物主要用于营造卵室和封闭刻槽,卵多数单产,往往成熟一批产出一批,所以对产卵分泌物的需要量也较大,也应存在贮藏器官。松墨天牛雌虫产卵分泌物主要贮藏于雌虫受精囊附腺内,有抑制其他个体产卵的功能(Anbutsu and Togashi, 2001; 郝德君等, 2008)。桑天牛雌虫产卵分泌物与受精囊附腺内含物的各主要成分含量极相似,可能主要来自受精囊附腺(金凤, 2008)。

昆虫产卵分泌物中产卵标记信息素来源的研究报道较多,雌性附腺、卵巢、输卵管、中后肠组织、第 7 腹节背板等是不同种昆虫产卵标记信息素的来源器官。膜翅目蜜蜂、胡蜂、寄生蜂等寄主标记信息素可能来自杜氏腺、毒腺、后产卵管和卵巢等部位(陈华才和程家安, 2005; 朱家颖等, 2007)。大菜粉蝶、菜粉蝶的产卵忌避信息素来自雌虫的生殖附腺(孟国玲等, 2000)。而双翅目白蛉的产卵刺激信息素也是由雌虫附腺分泌的(Dougherty and Hamilton, 1997)。双翅目的库蚊 *Culex tarsalis*、蚋、家蝇 *Musca domestica* 等,由卵巢产生产卵信息素,产卵时分布于卵上(王荫长, 2001; Jiang *et al.*, 2002)。榆树叶甲用输卵管分泌物将卵粘合在榆树叶片表皮伤口上,刺激榆树释放引诱卵寄生蜂的防御性挥发物(Hilker *et al.*, 2005)。松叶蜂也用输卵管分泌物包裹卵,此分泌物可使欧洲赤松系统性释放萜类挥发

物,吸引卵寄生蜂(Hilker *et al.*, 2002b)。Prokopy (1981)研究了苹果实蝇产卵抑制信息素的产生部位,发现产卵抑制信息素的主要组分是由中、后肠组织分泌到消化道腔内,产卵时通过产卵器拖动释放到产卵处的。对甘蓝茎象甲雌虫产卵信息素的研究表明,产卵抑制信息素活性成分来自第7腹节的背板(王荫长, 2001)。

4 昆虫产卵分泌物中的微生物

对蜚蠊类昆虫的研究表明,在蜚蠊类昆虫中肠后端存在一类共生细菌,它们以特有的被称为“共生体胶囊”的形式在不同世代间垂直传递。当豆龟蜚 *Megacopta punctatissima* 雌虫产卵时,小的褐色微胶囊便沉积到卵块上,微胶囊内有大量共生菌,从卵中孵化出的幼虫通过取食和活动获得微胶囊中的共生菌,由此可知,蜚蠊类雌虫产卵分泌物中有共生微生物存在(Fukatsu and Hosokawa, 2002; Hosokawa *et al.*, 2005)。对光肩星天牛产卵管分泌物中微生物的分离培养发现,分泌物中带有真菌。在非抗性树种中,产卵管分泌物与真菌抑制韧皮部和木质部树液流出并杀死韧皮部组织,有利于天牛幼虫顺利孵化定殖(田润民和张玉凤, 2006)。桑天牛产卵分泌物中也培养出少量好氧微生物,桑天牛不同世代间可能通过雌虫产卵时分泌物污染卵壳,再经初孵幼虫取食卵壳,完成微生物的传递。这些微生物可能与幼虫营养有关(Jin, 2008)。

5 昆虫产卵分泌物的应用及展望

利用昆虫产卵分泌物中信息素对产卵行为的调节进行害虫防治的研究已有较多报道。Katsoyannos (1975)首次用产卵忌避信息素防治欧洲樱桃实蝇取得明显的防治效果。苹果实蝇产卵忌避信息素有刺激潜蝇姬蜂 *Opius lectus* 产卵的作用,干燥条件下,此作用有效期可达3周以上,下雨可使苹果实蝇产卵忌避信息素对潜蝇姬蜂的产卵刺激活性不同程度地丧失(Stäbler *et al.*, 1987)。五带淡色库蚊产卵聚集信息素在许多国家的疫区已经被用于该蚊的防治,Olgbemiro 等还从一种可再生植物体中找到某种植物前体用以合成五带淡色库蚊的产卵信息素,显著降低了该产卵信息素的生产成本(Mboera *et al.*, 2000a, 2000b; Olgbemiro *et al.*, 2004)。

昆虫产卵分泌物潜在的应用是对不同虫态生长

发育进行调控。有些昆虫产卵分泌物中存在共生微生物,承担着为寄主提供生长发育所必需营养的重要生理角色,在不同世代间存在垂直传递,可为此类害虫杀虫剂的研制提供新靶标(Douglas, 1998; Hosokawa *et al.*, 2005)。植物组织内产卵的昆虫,产卵分泌物起到维持卵及初孵幼虫发育所需适宜微生境的作用。产卵分泌物的存在抑制了植物愈伤组织的形成,为卵的孵化及初孵幼虫的定殖提供了有利条件。对此类昆虫产卵分泌物保护机制及其与植物抗虫性关系的深入研究,将有利于重要害虫种群有效控制新措施的提出。

参 考 文 献 (References)

- Amornsak W, Noda T, Yamashita O, 1992. Accumulation of glue proteins in the developing colleterial glands of the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Sericultural Science of Japan*, 61(2): 123–130.
- Anbutsu H, Togashi K, 2000. Deterred oviposition response of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) to oviposition scars occupied by eggs. *Agricultural and Forest Entomology*, 2(3): 217–223.
- Anbutsu H, Togashi K, 2001. Oviposition deterrent by female reproductive gland secretion in Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 27(6): 1151–1161.
- Bai SX, Wang ZY, He KL, Wen LP, Zhou DR, 2004. Olfactory responses of *Trichogramma ostrinae* Pang et Chen to kairomones from eggs and different stages of female adults of *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Entomologica Sinica*, 47(1): 48–54. [白树雄, 王振营, 何康来, 文丽萍, 周大荣, 2004. 玉米螟赤眼蜂对亚洲玉米螟益它素的嗅觉反应. *昆虫学报*, 47(1): 48–54]
- Bell WJ, Carde RT, 1984. *Chemical Ecology of Insects*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 205–224, 301–330.
- Blaakmeer A, Stork A, van Veldhuizen A, van Beek TA, de Groot A, van Loon JJA, Schoonhoven LM, 1994. Isolation, identification and synthesis of miramides, new hostmarkers from eggs of *Pieris brassicae*. *Journal of Natural Products*, 57(1): 90–99.
- Braks MAH, Leal WS, Cardé RT, 2007. Oviposition responses of gravid female *Culex quinquefasciatus* to egg rafts and low doses of oviposition pheromone under semifield conditions. *Journal of Chemical Ecology*, 33(3): 567–578.
- Chen HC, Cheng JA, 2005. Insect host marking pheromones. *Acta Ecologica Sinica*, 25(2): 346–350. [陈华才, 程家安, 2005. 昆虫寄主标记信息素. *生态学报*, 25(2): 346–350]
- Chen JA, 1994. A preliminary study on the biological character and control techniques of green slender planthopper *Saccharosydne procerus* (Matsumura). *Journal of Huazhong Agricultural University*, 13(1): 40–45. [陈金安, 1994. 长绿飞虱生物学特性及防治技术的初步研究. *华中农业大学学报*, 13(1): 40–45]
- Dougherty M, Hamilton G, 1997. Dodecanoic acid is the oviposition pheromone of *Lutzomyia longipalpis*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(12): 2657–2671.

- Douglas AE, 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: Aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annual Review of Entomology*, 43: 17–37.
- Fukatsu T, Hosokawa T, 2002. Capsule-transmitted gut symbiotic bacterium of the Japanese common plataspid stinkbug, *Megacopta punctatissima*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(1): 389–396.
- Ganesan K, Mendki MJ, Suryanarayana MVS, Prakash S, Malhotra RC, 2006. Studies of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) ovipositional responses to newly identified semiochemicals from conspecific eggs. *Australian Journal of Entomology*, 45(1): 75–80.
- Hao DJ, Yang JX, Dai HG, 2008. Research progress and prospect on chemical ecology of *Monochamus alternatus*. *Chinese Journal of Ecology*, 27(7): 1 227–1 233. [郝德君, 杨剑霞, 戴华国, 2008. 松墨天牛化学生态学. 生态学杂志, 27(7): 1 227–1 233]
- He CL, Wu GX, Sun DP, 2004. Advances in research of *Apriona swainsoni*. *Journal of Northwest Forestry University*, 19(2): 103–106. [贺春玲, 吴国新, 孙丹萍, 2004. 锈色粒肩天牛研究进展. 西北林学院学报, 19(2): 103–106]
- Hemphill JL, Dixon AFG, 2000. Defence, oviposition and sex: Semiochemical parsimony in two species of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae)? A short review. *European Journal of Entomology*, 97(4): 443–447.
- Hemphill JL, Lognay G, Gauthier C, Dixon AFG, 2000. Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology*, 10(3): 123–128.
- Hilker M, Kobs C, Varama M, Schrank K, 2002a. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. *The Journal of Experimental Biology*, 205(4): 455–461.
- Hilker M, Rohfritsch O, Meiners T, 2002b. The plant's response towards insect egg deposition. In: Hilker M, Meiners T eds, *Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Blackwell Publishing, Berlin. 205–233.
- Hilker M, Stein C, Schroder R, Varama M, Mumm R, 2005. Insect egg deposition induces defence responses in *Pinus sylvestris*: Characterization of the elicitor. *The Journal of Experimental Biology*, 208(10): 1 849–1 854.
- Hosokawa T, Kikuchi Y, Meng XY, Fukatsu T, 2005. The making of symbiont capsule in the plataspid stinkbug *Megacopta punctatissima*. *FEMS Microbiology Ecology*, 54(3): 471–477.
- Howlader AJ, Ambadkar PM, 1995. Oviposition deterring influence of female body wash in tobacco beetle, *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae). *Journal of Stored Products Research*, 31(1): 91–95.
- Hurter J, Boller EF, Städler E, Blatmann B, Buser HR, Bosshard NU, Damm L, Kozłowski MW, Schöni R, Raschdorf F, Dahinden R, Schlumpf E, Fritz H, Richter WJ, Schreiber J, 1987. Oviposition-detering pheromone in *Rhagoletis cerasi* L.: Purification and determination of the chemical constitution. *Experientia*, 43(2): 157–164.
- Imai T, Kodama H, Chuman T, Kohno M, 1990. Female-produced oviposition deterrents of the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae). *Journal of Chemical Ecology*, 16(4): 1 237–1 247.
- Jiang WJ, Ji BZ, Liu SW, Song J, 2005. Advances in the studies on semiochemicals and olfactory receptor mechanism in adults of cerambycid beetles. *Acta Entomologica Sinica*, 48(3): 427–436. [江望锦, 嵇保中, 刘曙雯, 宋杰, 2005. 天牛成虫信息素及嗅觉感受机制研究进展. 昆虫学报, 48(3): 427–436]
- Jiang Y, Lei CL, Niu CY, Fang YL, Xiao C, Zhang ZN, 2002. Semiochemicals from ovaries of gravid females attract ovipositing female houseflies, *Musca domestica*. *Journal of Insect Physiology*, 48(10): 945–950.
- Jiang ZY, Tang ZX, Shao SF, Jiang HZ, Jiang PF, Fan HZ, 2004. Bionomics of *Aristobia voeti* Thomson. *Forest Pest and Disease*, (5): 26–27. [蒋芝云, 唐志祥, 邵生富, 蒋惠中, 蒋鹏飞, 范汉柱, 2004. 碎斑簇天牛生物学特性初报. 中国森林病虫, (5): 26–27]
- Jin F, 2008. Studies on the composition, origin and function of the secretion which discharged by female adults *Apriona germari* (Hope) during the stage of egg laying. PhD Dissertation, Nanjing Forestry University, Nanjing. 49–63. [金凤, 2008. 桑天牛产卵分泌物组成、来源和功能的研究. 南京: 南京林业大学博士学位论文. 49–63]
- Jin F, Ji BZ, Liu SW, Tian L, Gao J, 2007. Studies on the anatomical structure of ovipositor and the gnawing nidus and oviposition habits of female adult *Apriona germari*. *Forest Research*, 20(3): 394–398. [金凤, 嵇保中, 刘曙雯, 田玲, 高洁, 2007. 桑天牛雌成虫产卵器解剖和刻槽及产卵习性研究. 林业科学研究, 20(3): 394–398]
- Jin F, Ji BZ, Liu SW, Tian L, Gao J, 2007. Study on ingredient of the oviposition secretion of *Apriona germari* (Hope). *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 32(2): 83–86. [金凤, 嵇保中, 刘曙雯, 田玲, 高洁, 2008. 桑天牛刻槽产卵分泌物的组成成分. 南京林业大学学报(自然科学版), 32(2): 83–86]
- Jin YX, Xu MK, Chen YY, Jiang YH, Du X, 2005. Extraction and two-dimensional electrophoresis analysis of proteins from the colleterial gland of silkworm, *Bombyx mori*. *Acta Sericologica Sinica*, 31(1): 97–99. [靳远祥, 徐孟奎, 陈玉银, 姜永煌, 杜鑫, 2005. 家蚕雌性附腺及其分泌物的蛋白质双向电泳分析. 蚕业科学, 31(1): 97–99]
- Katsoyannos BI, 1975. Oviposition-detering, male-arresting, fruit-marking pheromone in *Rhagoletis cerasi*. *Environmental Entomology*, 4: 801–807.
- Klijstra JW, 1985. Interspecific egg load assessment of host plants by *Pieris rapae* butterflies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(3): 227–231.
- Li GQ, 2006. Host-marking in hymenopterous parasitoids. *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 504–512. [李国清, 2006. 拟寄生蜂的寄主标记研究进展. 昆虫学报, 49(3): 504–512]
- Li SP, Chen XL, Han GL, Ru YL, Chen ZR, 2006. Bionomics and

- control of *Ricania shantungensis*. *Forest Pest and Disease*, 25(3): 36–38. [李苏萍, 陈秀龙, 韩国柱, 茹亚丽, 陈卓仁, 2006. 山东广翅蜡蝉生物学特性及防治措施. *中国森林病虫*, 25(3): 36–38]
- Lian YG, Wang SQ, Bai SX, Kang ZJ, Wang ZY, Mo TL, 2007. The effect of volatile infochemicals on host selection behavior of *Trichogramma ostrinae*. *Acta Entomologica Sinica*, 50(5): 448–453. [练永国, 王素琴, 白树雄, 康总江, 王振营, 墨铁路, 2007. 挥发性信息化合物对玉米螟赤眼蜂寄主选择行为的影响. *昆虫学报*, 50(5): 448–453]
- Marchini D, Marri L, Rosetto M, Manetti AGO, Dallai R, 1997. Presence of antibacterial peptides on the laid egg chorion of the medfly *Ceratitis capitata*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 240(3): 657–663.
- Mboera LEG, Takken W, Mdira KY, Chuwa GJ, Pickett JA, 2000a. Oviposition and behavioral responses of *Culex quinquefasciatus* to skatole and synthetic oviposition pheromone in Tanzania. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 1 193–1 203.
- Mboera LEG, Takken W, Mdira KY, Chuwa GJ, Pickett JA, 2000b. Sampling gravid *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Tanzania with traps baited with synthetic oviposition pheromone and grass infusions. *Journal of Medical Entomology*, 37: 172–176.
- Meiners T, Hilker M, 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, 26(1): 221–232.
- Meng GL, Xiao C, Gong XW, 2000. Progress in the study and application of oviposition deterrents of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 43(2): 214–224. [孟国玲, 肖春, 龚信文, 2000. 昆虫产卵抑制素的研究及应用. *昆虫学报*, 43(2): 214–224]
- Messina FJ, Barmore JL, Renwick JAA, 1987. Oviposition deterrent from eggs of *Callosobruchus maculatus*: Spacing mechanism or artifact? *Journal of Chemical Ecology*, 13(1): 219–226.
- Messina FJ, Renwick JAA, 1985. Mechanism of egg recognition by the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 37(3): 241–245.
- Mu LL, Li GQ, 2007. Recent advances in marking pheromones in predatory insects and mites. *Acta Phytophylacica Sinica*, 34(1): 96–102. [慕莉莉, 李国清, 2007. 捕食性昆虫的标记信息素研究进展. *植物保护学报*, 34(1): 96–102]
- Mudd A, Ferguson AW, Blight MM, Williams IH, Scubla P, Solinas M, Clark SJ, 1997. Extraction, isolation, and composition of oviposition-deterrent secretion of cabbage seed weevil *Ceutorhynchus assimilis*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(9): 2 227–2 240.
- Müller C, Rosenberger C, 2006. Different oviposition behaviour in chrysomelid beetles: Characterisation of the interface between oviposition secretion and the plant surface. *Arthropod Structure and Development*, 35(3): 197–205.
- Olagbemiro TO, Birkett MA, Mordue Luntz AJ, Pickett JA, 2004. Laboratory and field responses of the mosquito, *Culex quinquefasciatus*, to plant-derived *Culex* spp. oviposition pheromone and the oviposition cue skatole. *Journal of Chemical Ecology*, 30(5): 965–976.
- Oliver TH, Timms JEL, Taylor A, Leather SR, 2006. Oviposition responses to patch quality in the larch ladybird *Aphidecta oblitterata* (Coleoptera: Coccinellidae): Effects of aphid density, and con- and heterospecific tracks. *Bulletin of Entomological Research*, 96(1): 25–34.
- Omkar, Pervez A, Gupta AK, 2004. Role of surface chemicals in egg cannibalism and intraguild predation by neonates of two aphidophagous ladybirds, *Propylea dissecta* and *Coccinella transversalis*. *Journal of Applied Entomology*, 128(9/10): 691–695.
- Oshima K, Honda H, Yamamoto I, 1973. Isolation of an oviposition marker from azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.). *Agricultural and Biological Chemistry*, 37(11): 2 670–2 680.
- Prokopy RJ, 1981. Epideictic pheromones that influence spacing patterns of phytophagous insects. In: Nordlund DA, Jones RL, Lewis WJ eds. *Semiochemicals: Their Role in Pest Control*. Wiley Press. New York. 342–406
- Rosi MC, Isidoro N, Colazza S, Bin F, 2001. Source of the host marking pheromone in the egg parasitoid *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Journal of Insect Physiology*, 47: 989–995.
- Schröder R, Cristescu SM, Harren FJM, Hilker M, 2007. Reduction of ethylene emission from Scots pine elicited by insect egg secretion. *Journal of Experimental Botany*, 58(7): 1 835–1 842.
- Stäbler E, Schöni R, Kozłowski MM, 1987. Relative air humidity influences the function of the tarsal chemoreceptor cells of the cherry fruit fly (*Rhagoletis cerasi*). *Physiological Entomology*, 12(3): 339–346.
- Stelinski LL, Rodriguez-Saona C, Meyer WL, 2009. Recognition of foreign oviposition-marking pheromone in a multi-trophic context. *Naturwissenschaften*, 96(5): 585–592.
- Suiter DR, Carlson DA, Patterson RS, Koehler PG, 1996. Host-location kairomone from *Periplaneta americana* (L.) for parasitoid *Aprostocetus hagenowii* (Ratzebrug). *Journal of Chemical Ecology*, 22: 637–651.
- Szentesi A, 1981. Pheromone-like substances affecting host-related behaviour of larvae and adults in the dry bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 30(3): 219–226.
- Thiery D, Gable B, Farkas P, Pronier V, 1992. Identification of an oviposition-regulating pheromone in the European grapevine moth, *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Cellular and Molecular Life Sciences*, 48(7): 697–699.
- Tian RM, Zhang YF, 2006. Research on the function mechanism of *Anoplophora glabripennis* secretion from ovarian to the tree body egg room. *Inner Mongolia Forestry Science and Technology*, 32(4): 20–24. [田润民, 张玉凤, 2006. 光肩星天牛卵管分泌物对树体卵室作用机制研究. *内蒙古林业科技*, 32(4): 20–24]
- Wang YC, 2001. *Insect Biochemistry*. China Agriculture Press, Beijing. 376–395. [王荫长, 2001. *昆虫生物化学*. 北京: 中国农业出版社. 376–395]
- Wang YY, Zheng XL, Fu XH, Lei CL, 2007. Reproductive behavior of the terrestrial firefly, *Pyrocoelia pectoralis*. *Chinese Bulletin of*

- Entomology, 44(3): 415–420. [王余勇, 郑霞林, 付新华, 雷朝亮, 2007. 胸窗萤的生殖习性. 昆虫知识, 44(3): 415–420]
- Wei JR, Yang ZQ, Du JW, 2007. Semiochemicals used by natural enemies as host seeking signal. *Acta Ecologica Sinica*, 27(6): 2 563–2 573. [魏建荣, 杨忠岐, 杜家纬, 2007. 天敌昆虫利用信息化学物质寻找寄主或猎物的研究进展. 生态学报, 27(6): 2 563–2 573]
- Xu SR, Wang SP, Wu SY, Xiao XQ, Zeng XH, Yu JL, Dai G, Luo C, 2006. Studies on biological characteristics of domestic reproduction and development of *Periplaneta fuliginosa*. *Chinese Journal of Zoonoses*, 22(10): 913–917. [徐绍锐, 汪世平, 吴仕筠, 肖小芹, 曾少华, 余俊龙, 戴橄, 罗臣, 2006. 黑胸大蠊室内繁殖、发育的生物学特性研究. 中国人兽共患病学报, 22(10): 913–917]
- Yago M, Mitamura T, Abe S, Hashimoto S, 2001. Adhesive strength of glue-like substance from the colleterial glands of *Antheraea yamamai* and *Rhodinia fugax*. *International Journal of Wild Silkworm and Silk*, 6: 11–15.
- Yoshida K, Nagata M, 1997. Adhesive strength of the glue substances in the colleterial glands of the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Sericultural Science of Japan*, 66(6): 453–456.
- Zhang YH, Hao DJ, Wang Y, Dai HG, 2006. The mating and ovipositing behavior of *Monochamus alternatus*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(1): 47–50. [张永慧, 郝德君, 王焱, 戴华国, 2006. 松墨天牛成虫交配与产卵行为的观察. 昆虫知识, 43(1): 47–50]
- Zhu BJ, 2005. The Research of Colleterial Glands and Its Secretion in the Silkworm Moth. MSc Thesis, Anhui Agricultural University, Hefei. 4–21. [朱保健, 2005. 蚕蛾粘液腺及其分泌物的研究. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文. 4–21]
- Zhu BJ, Liu CL, Dong SZ, Hu XL, Wang JL, 2003. Preliminary study of colleterial glands and its secretion in the silkworm, *Bombyx mori*. *Acta Sericologica Sinica*, 29(4): 436–438. [朱保健, 刘朝良, 董胜张, 胡详龙, 王建林, 2003. 家蚕蛾粘液腺及其分泌物的初步研究. 蚕业科学, 29(4): 436–438]
- Zhu BJ, Wu JM, Lu WK, Liu CL, 2004. The study of adhesive proteins in the colleterial glands of *Antheraea pernyi*. *Acta Sericologica Sinica*, 30(2): 176–179. [朱保健, 吴洁梅, 芦文奎, 刘朝良, 2004. 柞蚕蛾粘液腺及其胶着物质的初步研究. 蚕业科学, 30(2): 176–179]
- Zhu JY, Ye GY, Hu C, 2007. Research progress on morphology, secretion and function of Dufour gland in Hymenoptera. *Acta Entomologica Sinica*, 50(6): 616–620. [朱家颖, 叶恭银, 胡萃, 2007. 膜翅目昆虫杜氏腺形态结构、内分泌物与功能的研究进展. 昆虫学报, 50(6): 616–620]

(责任编辑: 赵利辉)