

植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响

卢 伟^{1,2}, 侯茂林^{2*}, 文吉辉^{1,2}, 黎家文¹

(1. 湖南农业大学生物安全科技学院, 长沙 410128;

2. 植物病虫害生物学国家重点实验室, 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094)

摘要 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的寄主选择、取食、交配、产卵等行为有着重要的影响作用。本文就植物挥发性次生物质对植食性昆虫影响的研究状况及其进展进行综述报道,以便为进一步深入开展这方面的研究提供借鉴。

关键词 植物挥发性次生物质; 植食性昆虫; 寄主选择; 取食; 交配; 产卵

中图分类号 Q 946.8

Effects of plant volatiles on herbivorous insects

Lu Wei^{1,2}, Hou Maolin², Wen Jihui^{1,2}, Li Jiawen¹

(1. *College of Bio-safety Sciences and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;*

2. *State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)*

Abstract Plant volatiles have been shown to exert important influence on behaviors such as host selection, feeding, mating and oviposition of herbivorous insects. Elucidation of the interactions between plant volatiles and herbivorous insects and the underlying mechanisms represents a key area for future research. In this paper, the effects of plant volatiles on the behaviors of herbivorous insects are reviewed with the aim to provide a basis for further research.

Key words plant volatiles; herbivorous insects; host selection; feeding; mating; oviposition

陆生植物与植食性昆虫在长期的进化过程中形成了复杂的互作关系^[1-3]。植食性昆虫的种群繁衍在很大程度上取决于能否寻找到合适的寄主植物和获得足够的营养,植物挥发性次生物质在其中起着重要作用。

首先,植食性昆虫在寻找寄主阶段,大都通过嗅觉感受器接收并识别寄主植物的挥发性次生物

质^[4],植物挥发性次生物质诱导植食性昆虫产生寄主定向行为或逃避行为^[5];其次,植食性昆虫的种群增殖受植物挥发性次生物质的明显影响,不但影响植食性昆虫的交配^[6]、产卵^[7-9]等繁殖行为,还影响其取食行为。明确植物挥发性次生物质对植食性昆虫行为和发育的影响作用及其机制有助于阐明昆虫与植物之间的协同进化关系,同时为农林有害生物

收稿日期: 2006-12-19 修订日期: 2007-02-10

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2006CB102004);中央科研院所社会公益研究专项(2004DIB4J156)

* 通讯作者 E-mail: maolinhou@cjac.org.cn

的综合治理提供新的生态防治途径。本文报道了近年来植物挥发性次生物质对植食性昆虫的寄主选择、交配、产卵、取食及发育等方面影响的研究状况及进展。

1 植物挥发性次生物质的种类

植物挥发性次生物质是植物在代谢过程中产生的一些短链碳氢化合物及其衍生物,是一类组成复杂、分子量在100~200之间的混合物,主要包括烃类、醇类、醛类、酮类、酯类、酸类、萜烯类和芳香类化合物等,并以一定比例构成的该种植物的化学指纹图谱^[3,10-11]。目前已知植物次生物质约有3万种以上,与昆虫有关的主要是酚类、萜类和生物碱。

植物挥发性次生物质可以分为两类^[4,11,13]:一类是在植物中广泛分布的一般气味组分(general odor components)。这类化合物通过植物通常的生物合成路线产生。另一类是种类特异性化合物,其化学成分在其他相近的植物中没有,主要是通过植物次生代谢物裂解形成,称特异性气味组分(specific odor components)。

植物挥发性次生物质极易受外界和自身因素的影响而发生变化,其组分除了因植物种类和品系不同而不同外,植物本身的生长环境条件以及其他生物的取食等因子也会产生影响;另外,同一植株因生育阶段、部位以及昼夜节律等因素的改变,挥发性物质的成分也会发生变化,从而最终引起昆虫行为反应的变化^[5,14]。

2 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响

2.1 对植食性昆虫寄主识别与寄主定位的影响

昆虫的寄主植物定向行为是植物与昆虫相互依存关系中最重要行为关系之一^[5]。植食性昆虫与植物经过长期相互选择,形成了植食性昆虫具有特定食性范围的特点。各种昆虫都能辨别寄主和非寄主植物,最终导致生长和繁殖,同时也避免因为误食而造成中毒或者营养不良。很多因素会影响昆虫对寄主植物的选择,如植物化学成分、植物形态特征、各种环境因子(光、温度、湿度、风等)和其他生物因素等,但植食性昆虫主要是借助于化学感受器来鉴别植物的信号物质(主要是植物次生代谢物)。在昆虫与植物的所有关系中,化学识别占中心地位^[4,15],

这方面有较多的研究报道和综述。

大量文献报道表明,植食性昆虫选择寄主植物的行为是一个连锁过程。在寻找寄主阶段,寄主植物的挥发性次生性物质通过昆虫嗅觉感受器引诱昆虫到达植物,在与植物接触后,通过味觉感受器感知植物营养成分比例、取食刺激因子或抑制因子^[16]。昆虫利用植物气味寻找寄主的典型例子是马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)对马铃薯叶片气味的定向选择行为,只要有马铃薯叶片气味存在,马铃薯甲虫就会产生寄主定向行为^[17];Bartlett等报道油菜中的3种挥发性化学成分的混合物对甘蓝荚象甲(*Ceutorhynchus assimilis*)成虫有强烈的引诱作用^[18];其他研究也表明,植物次生物质在许多植食性昆虫的寄主选择过程中起重要作用,如粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)、烟芽夜蛾(*Helicoverpa virescens*)、棉红铃虫(*Petinophora gossypiella*)、小地老虎(*Agrotis ypsilon*)、葱蚜(*Neotoxoptera formosana*)、烟草甲虫(*Lasioderma serricornis*)、地中海粉螟(*Ephestia kuehniella*)^[19-25]。寄主多样的植食性昆虫能通过挥发性物质各组分的含量来识别原始寄主、次生寄主和非寄主,寄主专一的植食性昆虫主要通过挥发性物质的种类来识别寄主^[26]。另外,植食性昆虫取食诱导产生的挥发性次生物质对同种或其他种植食性昆虫的寄主识别和定位产生影响。草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)幼虫更喜欢趋向同种幼虫为害过的玉米苗^[27]。昆虫寻找寄主植物及对寄主植物的识别是由于识别了植物气味的化学指纹图谱,也即由不同浓度的不同植物挥发物组成的混合物^[4]。

2.2 对植食性昆虫求偶和产卵行为的影响

许多植食性昆虫的交配行为与寄主植物散发的气味物质有密切的关系。植食性昆虫通常在寄主植物上相遇、求偶和交配,它们的交配行为主要或完全在植物上进行,大多数植食性昆虫两性相遇的场所集中在对雌虫有吸引力的地方。对植食性昆虫而言,寄主植物是较准确的引诱源,如松墨天牛(*Monochamus alternatus*)雌雄成虫通过寄主植物的挥发性萜烯类化合物来求配^[28]。雌虫往往在寄主植物存在时才产生生殖活动,在没有找到适宜寄主植物的情况下,有推迟引诱雄虫前来与其交配的行为。一般情况下,昆虫在其寄主存在的条件下有较高的成功交配率,而且有一些昆虫种类必须在寄主

植物气味存在的情况下才能成功交配,如一种天蚕蛾科(Saturniidae)的雌蛾的求偶行为受红橡树叶中挥发性物质的刺激^[5-6]。

寄主植物的挥发性物质可刺激或激发抱卵雌虫在寄主上的产卵行为。如柑橘属植物释放的挥发性物质可刺激达摩凤蝶(*Papilio demoleus*)与其寄主的接触而提高产卵几率^[29]。许多昆虫利用寄主植物释放的特殊气味物质来寻找产卵场所,以保证其后代的发育^[30]。如美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)的寄主棉花、番茄等作物散发一些挥发性物质,诱导已交配的美洲棉铃虫雌蛾产生定向行为,并刺激雌蛾产卵^[7,21];来自巧克力的挥发性物质能刺激地中海粉螟产卵^[25]。钦俊德报道初羽化的烟青虫(*H. assulta*)成虫对烟叶释放的气味有很强的趋性,烟叶气味对已交配的雌蛾有明显的引诱力^[5];甘蓝叶表面的提取物能够刺激甘蓝地种蝇(*Delia radicum*)的产卵^[31];柑橘幼嫩叶片中的挥发物质对柑橘潜叶蛾(*Phyllocnistis citrella*)产卵有明显的引导作用^[32]。丁红建等对8种寄主不同器官对棉铃虫引诱行为为活性研究结果发现,杨树叶、洋葱花、胡萝卜花、芹菜花等的气味物质能够引诱雌成虫进行交配,而玉米花丝、小麦叶、棉花顶,叶蕾等则引诱棉铃虫雌成虫产卵^[33]。

另一方面,有些寄主植物也能利用自身的次生化合物来抵御昆虫产卵,这些次生物质能使产卵期雌虫在一定距离内即可通过嗅觉感受器感觉,并产生负趋性反应^[34]。如产卵前期的欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)雌蛾对被侵害或机械损伤的玉米植株以及玉米汁液的蒸馏物均有忌避反应,这是由于受侵害玉米植株释放的金合欢醇能阻碍欧洲玉米螟产卵^[8];Rennick等也发现桂竹香糖芥叶中含有对菜粉蝶(*Pieris rapae*)产卵有抑制作用的物质,起主要作用的成分是erysimocide和erychroside,它们的共同特点均含有毒毛旋花苷配基^[9];另外,海岛棉、木槿中含有棉铃象甲(*Anthonomus grandis*)的产卵抑制剂^[7]。

另有研究表明,来自非寄主植物的挥发性物质对植食性昆虫产卵有抑制作用,如菊花(*Chrysanthemum morifolium*)提取物抑制小菜蛾(*Plutella xylostella*)对寄主的趋性和在寄主上产卵^[35]。啤酒花(*Humulus lupulus*)和幅花芹(*Bifora radians*)的提取物分别显著和完全抑制葡萄浆果蛾

(*Paralobesia viteana*)产卵^[36]。印楝(*Azadirachta indica*)和马缨丹(*Lantana camara*)叶片挥发物对柑橘潜叶蛾成虫产卵有明显的驱避干扰作用^[32]。

2.3 对植食性昆虫取食行为的影响

植食挥发性次生物质可以诱导、刺激植食性昆虫取食。如Ross等^[37]研究发现花蝇科昆虫的寄主植物气味对这些种类的幼虫有明显的取食引诱作用,而非寄主植物的气味对幼虫取食没有影响;茉莉花所产生的挥发性化合物对粉纹夜蛾的取食有明显的引诱作用^[20];丁红建等的研究也表明萝卜花的气味对棉铃虫的1日龄和2日龄成虫有较强的取食引诱作用^[38];因此,昆虫的取食行为受寄主植物中的许多挥发性次生物质的刺激和诱导^[15]。

同时,植物本身也可以通过产生一些次生物质来阻碍植食性昆虫的取食,从而起到自身防御的作用。如Wimalaratne等研究表明,胡椒树叶挥发物对家蝇(*Musca domestica*)有阻碍取食作用^[39];芸香科的吴茱萸(*Evodia rutaecarpa*)的挥发性物质对玉米象(*Sitophilus zeamais*)成虫和赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*)成虫和幼虫有拒食作用^[40]。

在有些植食性昆虫中,寄主植物挥发性次生物质对取食的刺激和阻碍作用与挥发性物质的浓度有关。如萜烯类挥发性化合物在低浓度时刺激松墨天牛取食,浓度增大时则阻碍取食^[41]。

2.4 对植食性昆虫发育和存活的影响

植物挥发性次生物质对植食性昆虫发育的影响主要是通过影响昆虫生长调节而发生作用。昆虫的保幼激素对昆虫的生长发育起着重要调节作用,而许多植物本身的次生物质就是合成保幼激素的重要中间体或其组成成分。如对黄粉虫(*Tenebrio molitor*)具有显著保幼激素活性的香茅醇衍生物能够让黄粉虫幼虫不能脱皮而死亡;姜黄油对赤拟谷盗的正常发育产生干扰,使大多数幼虫不能化蛹而死亡,或发育为畸形蛹,畸形成虫等^[42]。

植物挥发性次生物质对植食性昆虫存活的影响主要表现为杀卵或直接杀死昆虫,在这方面的研究已有很多报道,如早在1939年,Bushland的研究就表明苦杏仁油、芥子油、肉桂油等对螺旋蝇(*Cochiliomyia americana*)的卵有强烈的毒杀作用,而丁香油、葛缕子油和柠檬草油严重影响其胚胎发育;Saxena等^[34]的研究也表明香芹酚、柠檬醛、香茅醇等能阻止埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)卵的孵化;桉叶

油、白株木油、茛苳油等对玉米象(*Sitophilus zeamais*)、绿豆象(*Callosobruchus chinensis*)、药材甲(*Stegobium paniceum*)和家蝇等有很强的熏杀作用^[43];番茄(*Lycopersicon hirsutum*)叶片提取物中的挥发物能够干扰定居的马铃薯长管蚜(*Macrosiphum euphorbiae*),24 h后致死率达到100%^[44]。

3 展望

自从 Viehover 于1918年首次报道了水汽蒸馏棉叶而得到的挥发性油能够吸引棉铃象甲以来,植物挥发性次生物质在昆虫行为调控和生物防治中的作用越来越受到重视,特别是单细胞记录(SCR)技术直接连接高分辨率的单细胞记录气相色谱仪(GC-SCR)的柱状毛细管,为活性化合物在活样品中的行为定位提供了强有力的工具^[45],其他高灵敏技术如气相色谱仪-质谱仪联用(GC-MS)分析,嗅觉仪及风洞技术的发展,使挥发性化合物的鉴定、合成以及进一步应用于行为学和生态学的研究成为可能^[46]。

研究和了解植食性昆虫与植物挥发性次生物质间的相互关系,有助于开发害虫防治新途径,如作为引诱剂以提高杀虫剂的效能,或作为忌避剂干扰害虫的寄主识别与寄主定位、交配和寻找产卵场所等行为。进一步研究植物挥发性次生物质的化学结构、生物学功能,将其与育种技术相结合,有望选育开发能调控植食性昆虫行为的新型作物品种。

参考文献

- [1] 康 乐. 植物对昆虫的化学防御[J]. 植物学通报,1995,12(4): 22 - 27.
- [2] 赵 卓,刘国东,刘克文,等. 昆虫与植物协同关系的研究概况[J]. 吉林师范大学学报(自然科学版),2004,3:4 - 7.
- [3] 吴名全. 植物-植食性昆虫-天敌相互关系中化学物质的变化[J]. 宜春学院学报,2003,25(2):71 - 74.
- [4] 杜永均,严福顺. 植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理[J]. 昆虫学报,1994,37(2):233 - 249.
- [5] 杜家纬. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制[J]. 植物生理学报,2001,27(3):193 - 200.
- [6] 杜家纬. 昆虫信息素及其应用[M]. 北京:中国林业出版社,1988.
- [7] MITCHELL E R, TINGLE F C, HEATH R R. Ovipositional responses of three *Heliothis* species (Lepidoptera: Noctuidae) to allelochemicals from cultivated and wild host plants[J]. J Chem Ecol, 1990, 16(6): 1817 - 1827.
- [8] BINDER B F, ROBBINS J C, WILSON R L. Chemically mediated oviposition behaviors of the European cornborer[J]. J Chem Ecol, 1995, 21(9): 1315 - 1327.
- [9] RENNICK J A A, REDKE C D. Activity of cabbage extracts in deterring oviposition by the cabbage looper, *Trichoplusia ni* [G] // VISSER J H, MINKS A K. Proc 5th Int Symp Insect-plant Relationship. Wageningen: Pudoc, 1982: 139.
- [10] 樊 慧,金幼菊,李继泉,等. 引诱植食性昆虫的植物挥发性信息化合物的研究进展[J]. 北京林业大学学报,2004,26(3):76 - 81.
- [11] 丁红建,郭予元. 寄主植物他感化合物与害虫行为的关系及其利用[J]. 植物保护,1995,5:33 - 35.
- [12] 轩静渊,王 辅. 植物抗性概论[M]. 成都:四川科学技术出版社,1991.
- [13] 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[J]. 应用生态学报,2003,14:310 - 313.
- [14] METCALF L R, METCAKE E R. Plant kairomones in insect ecology and control[J]. Nature, 1992, 385(2): 30 - 31.
- [15] 钦俊德. 昆虫与植物的关系-论昆虫与植物的相互关系及其演化[M]. 北京:科学出版社,1987.
- [16] VETL E M, DICKE M. Ecology of info chemical use by natural enemies in a tritrophic context[J]. Ann Rev Entomol, 1992, 37: 141 - 172.
- [17] SCHOHOVEN L M, JERMY T, VAN LOON J J A. Insect-plant biology[M]. Cambridge University Press, 1988.
- [18] BARTLET E, BLIHT M M, HICK A J, et al. The responses of the cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis*) to the odor of oilseed rape (*Brassica napus*) and to some volatiles isothiocyanates[J]. Entomol Exp Appl, 1993, 68(3): 295 - 302.
- [19] 周 琼,梁广文. 植物挥发性次生物质对昆虫行为调控及其机理[J]. 湘潭师范学院学报(自然科学版),2003,25(4):55 - 60.
- [20] HEATH R R, LANDOLT P J, DUEBEN R, et al. Identification of floral compounds in night-blooming jassemine attractive to cabbage looper moths[J]. Environ Entomol, 1992, 21(4): 854 - 859.
- [21] TINGLE F C, HEATH R R, MITCHELL E R. Flight response of *Heliothis subflexa* females (Lepidoptera: Noctuidae) to an attractant from groundcherry, *Physalis angulata* [J]. J Chem Ecol, 1989, 15:221 - 231.
- [22] 文丽萍,高云霞. 昆虫与寄主植物的相互关系[J]. 世界农业, 1995,11:33 - 35.
- [23] HORI M. Onion aphid (*Neotoxoptera formosana*) attractants, in the headspace of *Allium fistulosum* and *A. tuberosum* leaves[J]. J Appl Entomol, 2007, 131: 8 - 12.
- [24] MAHROOF R M, PHILLIPS T W. Orientation of the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae) to plant-derived volatiles[J]. J Insect Behav, 2007, 20: 99 - 115.
- [25] OLSSON P O C, ANDERBRANT O, LOEFSTEDT C. Attraction and oviposition of *Ephestia kuehniella* induced by vola-

tiles identified from chocolate products[J]. Entomol Exp Appl, 2006, 119: 137-144.

[26] RAJAPAKSE C N K, WALTER G H, MOORE C J, et al. Host recognition by a polyphagous lepidopteran (*Helicoverpa armigera*): primary host plants, host produced volatiles and neurosensory stimulation[J]. Physiol Entomol, 2006, 31: 270-277.

[27] CARROLL M J, SCHMELZ E A, MEAGHER R L, et al. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings[J]. J Chem Ecol, 2006, 32: 1911-1924.

[28] FAN J T, SUN J H. Influences of host volatiles on feeding behaviour of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* [J]. J Appl Entomol, 2006, 130: 238-244.

[29] 张庆贺,姬兰柱.植食性昆虫产卵的化学生态学[J].生态学杂志,1994,13(6):39-43.

[30] BAUR R, FEENY P, STADLER E. Oviposition stimulants for the black wallowtail butterfly: identification of electrophysiologically active compounds in carrot volatiles [J]. J Chem Ecol, 1993, 19(5): 919-937.

[31] 钦俊德.诠释植食性昆虫是怎样选择食料植物的[J].生物学通报,2003,38(6):1-3.

[32] 曾鑫年,吴美良,罗诗.植物挥发性成分对柑橘潜叶蛾产卵行为的影响[J].植物保护学报,2003,30(2):198-202.

[33] 丁红建,吴才宏,郭予元.棉铃虫成虫对寄主植物挥发性他感信息物的嗅觉行为研究[M] //何礼远.植物病虫害生物学研究进展.北京:中国农业出版社,1995:163-166.

[34] SEXENA K N, BASIT A. Inhibition of oviposition by volatiles of certain plants and chemicals in the leafhopper *Amarasca devastans* (Diatant)[J]. J Chem Ecol, 1982, 8:329.

[35] LIU S S, LI Y H, LOU Y G. Non-host plant extracts reduce oviposition of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) and enhance parasitism by its parasitoid *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae)[J]. Bull Entomol Res, 2006, 96: 373-378.

[36] GÖKÇE A, STELINSKEI L L, LSAACS R, et al. Behavioural and electrophysiological responses of grape berry moth (Lep. , Tortricidae) to selected plant extracts[J]. J Appl Entomol, 2006, 130: 509-514.

[37] ROSS K T A, ANDERSOW M. Response of flea beetles, *Phyllotreta* spp. , to mustard oils and nitriles in field trapping experiments[J]. J Chem Ecol, 1992, 18(6): 863-874.

[38] 丁红建,吴才宏,郭予元.棉铃虫成虫对植物他感信息化合物的嗅觉电生理学研究[M] //何礼远.植物病虫害生物学研究进展.北京:中国农业出版社,1995:156-163.

[39] WIMALARATNE P D C, SLESSOR K N, BORDEN J H. I-solation and identification of house fly *Musca domestica* L. , repellents from pepper tree, *Schinus molle* L [J]. J Chem Ecol, 1996, 22(1): 49-59.

[40] LIU Z L, HO S H. Bioactivity of the essential oil extracted from *Evodia rutaecarpa* Hoop et Thomas against the grain storage insect, *Sitophilus zeamais* Motsch and *Tribolium castaneum* (Herbst)[J]. J Stored Products Res, 1999, 35(4): 317-323.

[41] FAN J, KANG L, SUN J. Role of host volatiles in mate location by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Environ Entomol, 2007, 36: 58-63.

[42] JILANI G, SAXENA R C. Repellent and feeding deterrent effects of turmeric oil, sweetflag oil, neem oil, and a neem-based insecticide against lesser grain borer (Coleoptera: Bostrychidae)[J]. J Chem Ecol, 1990, 83(2): 629-634.

[43] AHMED S M, EAPEN M. Vapour toxicity and repellency of some essential oils to insect pests[J]. Indian Perfumer, 1986, 30(1): 273-278.

[44] MUSETTI L, NEAL J J. Toxicological effects of *Lycopersicon hirsutum* F. glabratum and behavioral response of *Macrosiphum euphorbiae* [J]. J Chem Ecol, 1997, 23 (5): 1321-1332.

[45] DAWSON G W, GRIFFITHS D C, JANEAN F, et al. Identification of an aphid sex pheromone[J]. Nature, 1987, 325: 614-616.

[46] PICKETT J A. Chromatography and Isolation of Insect Hormones and Pheromones[M]. New York: Plenum, 1990.



书名	定价	书名	定价
植保大典(当代农业金典书系)	218.00	农药大典(当代农业金典书系)	218.00
新编农药商品手册(张敏恒)	228.00	农药问答(第四版)	65.00
果树病虫害诊断与防治原色图谱	98.00	农田杂草识别与防除原色图谱	32.00
世界农药大全(杀菌剂卷)	98.00	世界农药大全(除草剂卷)	90.00
植物生长调节剂调控原理与实用技术	68.00	棉田有害生物综合治理	98.00
中国农作物抗病性及其利用	148.00	现代蔬菜病虫害鉴别与防治手册(全彩版)	450.00
除草剂药害诊断及防治	50.00	固体制剂(第三版)	88.00

邮购办法及具体联系方式详见 71 页。