

瓢虫和草蛉对小麦挥发物组分的行为及电生理反应

刘勇^{1,2}, 郭光喜¹, 陈巨莲², 倪汉祥²

(1. 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094)

摘要: 利用触角电位 (electroantennogram, EAG) 和嗅觉测定技术, 比较分析了 4 种捕食性天敌昆虫七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*、中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 和大草蛉 *Chrysopa septempunctata* 对麦蚜取食诱导小麦挥发物的行为和电生理反应, 揭示了瓢虫及草蛉类天敌昆虫的嗅觉反应特点。4 种捕食性天敌昆虫对麦蚜取食诱导挥发物都有较高的 EAG 反应值, 七星瓢虫和龟纹瓢虫对 6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇的反应值较大; 中华通草蛉和大草蛉对 6-甲基-5-庚烯-2-醇和水杨酸甲酯的反应值较大, 七星瓢虫对 6-甲基-5-庚烯-2-醇的反应值最大, 为 0.96 ± 0.18 mV; 4 种天敌昆虫对苯甲醛的 EAG 反应值较低, 对反-2-己烯醛无反应。“Y”型管嗅觉测定结果表明, 4 种天敌昆虫对 2-茨烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇和水杨酸甲酯具有正趋性。说明 4 种多食性的捕食性天敌昆虫对麦蚜取食诱导挥发物各组分的嗅觉与行为反应各具特点; 寄主麦蚜生境中的嗅觉线索在这 4 种捕食性天敌昆虫的寄主定位和生境选择中起重要作用。

关键词: 七星瓢虫; 龟纹瓢虫; 中华通草蛉; 大草蛉; 行为反应; 触角电位

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2005)02-0161-05

Behavioral and electrophysiological responses of four predatory insect species to semiochemicals of wheat

LIU Yong^{1,2}, GUO Guang-Xi¹, CHEN Ju-Lian², NI Han-Xiang² (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: The electrophysiological and olfactory responses of the four polyphagous predatory insect species, *i. e.*, *Coccinella septempunctata*, *Propylaea japonica*, *Chrysoperla sinica* and *Chrysopa septempunctata*, to semiochemicals of wheat fed by wheat aphids were studied. Electrophysiological responses of all four species to 6-methyl-5-hepten-2-one, 6-methyl-5-hepten-2-ol, 2-camphene and methyl salicylate were stronger than that of the control. Response of *Coccinella septempunctata* to 6-methyl-5-hepten-2-ol was the strongest (0.96 ± 0.18 mV). But these natural enemies had no response to E-2-hexenal. “Y” tube olfactory test showed that 6-methyl-5-hepten-2-one, 6-methyl-5-hepten-2-ol, 2-camphene and methyl salicylate were attractive to them. It was concluded that chemical cues induced by wheat aphid feeding play an important role in host and host habitat location of the four polyphagous predatory natural enemies.

Key words: *Coccinella septempunctata*; *Propylaea japonica*; *Chrysoperla sinica*; *Chrysopa septempunctata*; behavioral responses; EAG

瓢虫及草蛉类是公认的主要捕食性天敌昆虫, 其食物范围较广 (Pickett *et al.*, 1997; Obrycki and Kring, 1998; Wadhams *et al.*, 1999; Symondson *et al.*, 2002)。人们在利用其控制蚜虫、蚧虫、粉虱以及螨类等已取得显著成效 (Frazier, 1988; Gerling, 1990; Obrycki and Kring, 1998)。七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*、中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 和大草蛉 *Chrysopa*

septempunctata 是黄淮海麦区麦田的主要捕食性天敌昆虫, 对控制麦蚜的危害起重要作用。

植食者取食诱导植物释放的挥发性有机化合物具有高度特异性, 寄生蜂就是利用这种特异性来搜寻特定寄主, 甚至寄主的不同龄期的 (Turlings and Benrey, 1998)。而对多食性的捕食者能否直接利用植食者取食诱导植物释放的挥发物组分来搜寻寄主, 目前还有待深入研究。我们的研究表明, 麦蚜取

基金项目: 国家自然科学基金项目(30200180); 国家重点基础研究发展规划“973”项目(GB2000012610)

作者简介: 刘勇, 男, 1968年10月生, 博士, 副教授, 从事昆虫化学生态学研究, E-mail: liuyong@sda.u.edu.cn

收稿日期 Received: 2004-08-06; 接受日期 Accepted: 2004-10-21

食能诱导小麦植株释放特异性挥发物,包括 2-苧烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇和水杨酸甲酯;而且反-2-己烯醛、苯甲醛在其取食后,释放量有较大幅度提高。室内生物测定表明,2-苧烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇对麦长管蚜 *Sitobion avenae* 拟寄生生物燕麦蚜茧蜂 *Aphidius avenae* 具有吸引作用(刘勇等,2001)。但七星瓢虫、龟纹瓢虫、中华通草蛉和大草蛉这 4 种麦田主要的多食性的捕食性天敌昆虫能否直接利用麦蚜取食诱导的以及麦蚜取食后释放量有较大提高的挥发物组分,能否利用该类化合物作为其寄主定位和生境选择的化学线索,还未见报道。本文主要揭示这 4 种麦田主要的捕食性天敌昆虫对麦蚜取食诱导以及麦蚜取食后释放量变化较大的几类化合物的行为和电生理反应,为明确其寄主定位和生境选择的化学线索,进一步探讨小麦-麦蚜-天敌间的信息交流机制以及信号化合物的田间应用等,提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 昆虫

实验所需七星瓢虫、龟纹瓢虫、中华通草蛉和大草蛉皆采自中国农业科学院植物保护研究所试验地及附近农田。七星瓢虫、龟纹瓢虫在室内玻璃笼罩内以麦长管蚜饲养;中华通草蛉和大草蛉则以 15% 蜂蜜水在玻璃罩内饲养。温度 $22^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$,光周期 16L:8D,选取已交配的雌成虫为试虫,试虫大小基本一致。实验前饥饿 12 h。

1.2 气味源

选取下列麦蚜取食诱导的且在麦蚜取食后释放量有较大幅度提高的挥发物组分(刘勇等,2001)为实验味源:反-2-己烯醛(E-2-hexenal)、苯甲醛(Benzaldehyde)、2-苧烯(2-Camphene)、6-甲基-5-庚烯-2-酮(6-methyl-5-Hepten-2-one)、6-甲基-5-庚烯-2-醇(6-methyl-5-Hepten-2-ol)和水杨酸甲酯(methyl salicylate)。各组分购自 Aldrich 或 Sigma 公司,纯度 $\geq 98\%$ 。

1.3 触角电位仪及测定方法

触角电位仪由北京大学生命科学院研制组装,主要由真空泵、气流分配仪、多通道刺激仪、触角显微操纵仪、参考电极、记录电极、微电极交直流放大器、后置放大器、示波器、记录仪、屏蔽罩等组成(吴才宏,1993;刘勇等,2003)。

参照 Zhu 等(1999)的测定浓度,以重蒸正己烷

为溶剂,各挥发物浓度 $0.5 \mu\text{g}/\mu\text{L}$ 。首先在 $15 \text{ mm} \times 7 \text{ mm}$ 滤纸片正反面各滴加 $10 \mu\text{L}$ 挥发物溶液(以滴加 $20 \mu\text{L}$ 重蒸正己烷为空白对照),再将滤纸片嵌入一个具磨口的玻璃刺激管,然后把玻璃刺激管放入塑料管,密闭后置于冰柜中待用。实验时首先将瓢虫用细铜丝固定在硅胶底座上,参比电极插入头部,记录电极插入触角端部;草蛉则以参比电极插入头部,记录电极插入去端部的触角顶端。再把玻璃刺激管的磨口端接入气流系统,出口正对触角约 2 cm,由真空泵提供气流,流量 $1 \text{ L}/\text{min}$,每次刺激时间 0.3 s,间隔 2 min,通入新鲜空气以除去触角周围的味源气味。每头昆虫每种化合物连续测定 2 次,共测定 6 头昆虫触角。经方差分析和 Duncan 多重比较,比较同种昆虫不同挥发物处理与对照的差异显著性。

1.4 “Y”型管测定

依 Read (1970)设计,略加改进,设计成内径 2 cm 的玻璃“Y”型管。两臂各长 10 cm,外加 5 cm 磨口套管。每臂分别与流量计、味源玻璃容器和活性碳管相连。挥发物各组分以重蒸正己烷为溶剂,浓度为 $0.5 \mu\text{g}/\mu\text{L}$,取 $20 \mu\text{L}$ 滴于 1 cm^2 的滤纸片上,然后置于 50 mL 的特制味源瓶中,每观察 1 头反应瓢虫或草蛉后即更换 1 次滤纸片,对照为 $20 \mu\text{L}$ 正己烷。空气流量为 $150 \text{ mL}/\text{min}$,温度 $20^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$,相对湿度 $70\% \pm 5\%$,光强 260 lx。将瓢虫或草蛉由基部释放口单头释放,观察 5 min,如果到达其中一臂超过 5 cm,即视为反应;反之则视为不反应。每种味源观察约 40 头,每 5 头轮换两臂位置。每完成一个处理,即用铬酸洗液清洗玻璃器皿,再用自来水、蒸馏水冲洗,干后再用。实验选择在光期 3 h ~ 10 h 内进行,记载反应虫数,再由卡方检验,比较差异显著性。

2 结果与分析

2.1 瓢虫及草蛉对麦蚜取食诱导挥发物的 EAG 反应

经方差分析和 Duncan 多重比较,4 种天敌昆虫对反-2-己烯醛及中华通草蛉对苯甲醛的 EAG 反应值与对照比无显著差异;2 种瓢虫和中华通草蛉对 2-苧烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇和水杨酸甲酯的 EAG 反应值与对照比差异极显著($P < 0.01$),大草蛉对苯甲醛的反应值与对照比差异显著($P < 0.05$)。此 4 种天敌昆虫对麦蚜取食诱导的挥

发物各组分都有较高的 EAG 反应值,七星瓢虫和龟纹瓢虫对 6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇的反应较大;中华通草蛉和大草蛉对 6-甲基-5-庚烯-2-醇和水杨酸甲酯的反应较大,以七星瓢虫对 6-甲

基-5-庚烯-2-醇的反应值 0.96 ± 0.18 mV 为最高。4 种天敌对苯甲醛的反应较低,反应值最高的龟纹瓢虫也仅为 0.41 ± 0.07 mV(图 1)。

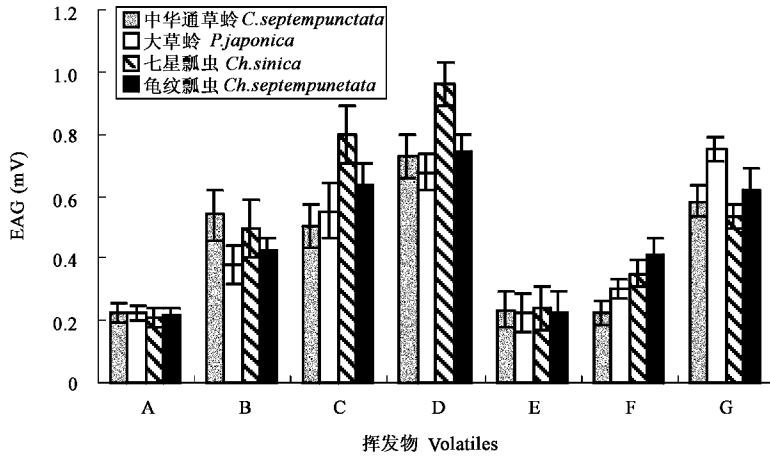


图 1 七星瓢虫、龟纹瓢虫、中华通草蛉和大草蛉对各挥发物的 EAG 反应

Fig. 1 EAG responses of *Coccinella septempunctata*, *Propylaea japonica*, *Chrysoperla sinica* and *Chrysopa septempunctata* to volatiles

A: 正己烷 Hexane; B: 2-蒎烯 2-Camphene; C: 6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-methyl-5-Hepten-2-one; D: 6-甲基-5-庚烯-2-醇 6-methyl-5-Hepten-2-ol;

E: 反-2-己烯醛 E-2-hexenal; F: 苯甲醛 Benzaldehyde; G: 水杨酸甲酯 Methyl salicylate. 图 2~5 同 The same for Figs. 2-5.

2.2 挥发物组分的“Y”型管嗅觉测定

“Y”型管嗅觉测定结果(图 2~5)表明,七星瓢虫、龟纹瓢虫和中华通草蛉对反-2-己烯醛和苯甲醛的嗅觉反应与对照比差异不显著,而大草蛉只是对反-2-己烯醛的嗅觉反应与对照比差异不显著。4 种天敌昆虫对 2-蒎烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚

烯-2-醇和水杨酸甲酯的嗅觉反应与对照相比差异显著($P < 0.05$)其中对 6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇的嗅觉反应与对照相比差异极显著($P < 0.01$)。

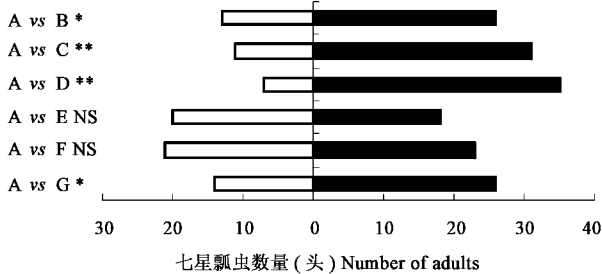


图 2 七星瓢虫对不同挥发物的嗅觉反应

Fig. 2 Olfactory responses of *Coccinella septempunctata* to volatiles in Y-tube olfactometer

白柱代表对照(正己烷),黑柱代表挥发物;*表示七星瓢虫对挥发物与对照正己烷间的选择性有显著差异($P < 0.05$),**有极显著差异($P < 0.01$),NS:表示差异不显著(χ^2 检验)。

图 3~5 同。

White column is the control (hexane) and black column is volatile treatment. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$,

NS: not significant (χ^2 test).

The same for Figs.3-5.

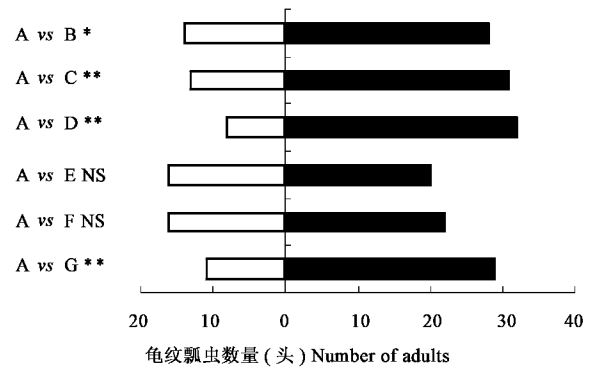


图 3 龟纹瓢虫对不同挥发物的嗅觉反应

Fig. 3 Olfactory responses of *Propylaea japonica* to volatiles in Y-tube olfactometer

3 讨论

昆虫拟寄生物和捕食者常利用信号化合物来完成寄主定位,这些信号化合物不但可直接来自昆虫本身,而且还可来自寄主植物。根据自然天敌取食特异性和信号化合物利用关系的理论,天敌捕食和寄生特异性愈高,其利用特定信号化合物的能力愈

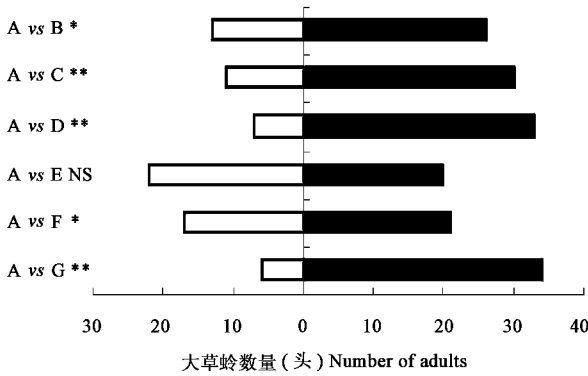


图 4 大草蛉对不同挥发物的嗅觉反应

Fig. 4 Olfactory responses of *Chrysopa septempunctata* to volatiles in Y-tube olfactometer

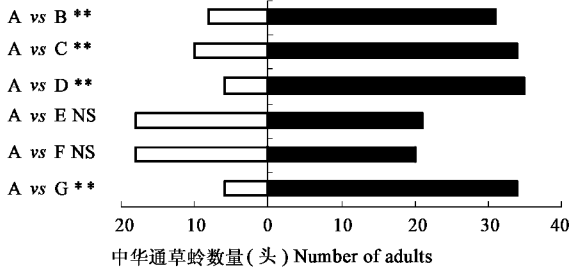


图 5 中华通草蛉对不同挥发物的嗅觉反应

Fig. 5 Olfactory responses of *Chrysoperla sinica* to volatiles in Y-tube olfactometer

强 (Vet and Dicke, 1992)。可近来研究表明,绝大多数多食性天敌皆可利用信号化合物作为寄主搜寻的线索,而不管其捕食或寄生的特异性如何;其起初对信号化合物的反应频率与其取食范围的广、狭无关 (Kessler and Baldwin, 2001; Steidle and van Loon, 2003)。多食性捕食者利用信号化合物的原因之一可能是大多数寄主(猎物)以聚集分布代替了随机分布或均匀分布,因为通常情况下对所有生物体来讲,斑块(patchiness)是生物分布的最一般模式 (Begon *et al.*, 1996)。如果天敌是随机搜寻,其适应性必然降低,而直接搜寻策略最为有利。因而,在大多数情况下,利用信号化合物作为搜寻寄主(猎物)的线索适应性高。与声音线索相比,化学线索具有持久性;与视觉线索相比,当寄主猎物隐藏时,在长距离范围内,化学信息可提供可靠的线索。而且植食者取食诱导植物释放的挥发性有机化合物可使天敌在某种特定的生境中滞留,使天敌获得最大的回报和最高的生殖潜能 (Verkerk *et al.*, 1998)。因而对于多食性的天敌昆虫,利用寄主(猎物)取食诱导的挥发物作为其寄主搜寻与定位的线索的策略,在进化过程中最有益。

有研究表明,来源于植物或猎物的嗅觉和视觉线索皆可被用于七星瓢虫的寄主定位 (Stubbs, 1980; Sengonca and Liu, 1994; Abassi *et al.*, 2000; Schaller and Nentwig, 2000)。七星瓢虫、龟纹瓢虫、中华通草蛉和大草蛉取食范围较广,但其对麦蚜取食后产生的挥发物组分特别是 6-甲基-5-庚烯-2-酮和 6-甲基-5-庚烯-2-醇具有较强的 EAG 反应;“Y”型管嗅觉测定结果表明 4 种天敌昆虫对 2-苜蓿烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇和水杨酸甲酯具有正趋性,这说明这 4 种天敌昆虫可以利用寄主麦蚜生境中的嗅觉线索来搜寻寄主或选择产卵地。

对于麦蚜取食后相对含量变化较大的反-2-己烯醛与苯甲醛,尽管 2 种瓢虫对苯甲醛的 EAG 反应值与对照比差异显著,但行为生测的结果无选择性差异,说明七星瓢虫和龟纹瓢虫对反-2-己烯醛和苯甲醛的 EAG 反应大小与行为反应表现不相关。在对其他种类昆虫的研究中也有类似现象 (Toshinki *et al.*, 1981; Shu *et al.*, 1997)。

不同天敌昆虫间,对同一活性化合物组分的 EAG 反应存在差异。在考虑信号化合物的田间应用时,不能单从某一种或某一类天敌出发,要综合分析其对主要天敌类群的影响,找出最佳施用组分或多种活性组分的最佳组合,这样才能使各天敌类群的作用更统一,更协调,最大限度地发挥天敌的集团作用。

本文只进行了挥发物的单组分试验,单组分与其他组分组合后的效果可能不同,还有待深入研究。

致谢 本研究得到了北京大学生命科学院吴才宏教授、马洪涛博士的指导和帮助,在此致谢!

参 考 文 献 (References)

Abassi SAL, Birkett MA, Pettersson JA, 2000. Response of the seven-spot ladybird to an aphid alarm pheromone and an alarm pheromone inhibitor is mediated by pair olfactory cells. *J. Chem. Ecol.*, 26: 1 765 - 1 770.

Begon M, Harper JL, Townsend CR, 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd ed. Oxford, UK: Blackwell Science.

Frazier BD, 1998. Coccinellidae. In: Minks AK, Harrewijn P eds. *Aphids- Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. B. New York: Elsevier, Amsterdam Press. 231 - 247.

Gerling D, 1990. Natural enemies of white flies: predators and parasitoids. In: Gerling D ed. *White Flies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept Ltd., Andover. 147 - 185.

Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant

- volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2 141 – 2 144.
- Liu Y, Chen JL, Ni HX, 2003. Electroantennogram responses of *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* to wheat plant volatiles. *Acta Entomol. Sin.*, 46(6): 679 – 683. [刘勇 陈巨莲 倪汉祥 2003. 麦长管蚜和禾谷缢管蚜对小麦挥发物的触角电位反应. *昆虫学报*, 46(6): 679 – 683]
- Liu Y, Hu C, Ni HX, Sun JR, 2001. Effects of volatiles from different trophic level on foraging behavior of *Aphidius avenae*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12(4): 581 – 584. [刘勇 胡萃 倪汉祥 孙京瑞 2001. 不同营养层次挥发物对燕麦蚜茧蜂寄主搜寻行为的影响. *应用生态学报*, 12(4): 581 – 584]
- Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1997. Developing sustainable pest control from chemical ecology. *Agric. Ecosys. Environ.*, 64: 149 – 156.
- Read DP, Feeny PP, Root RB, 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* and hyperparasite *Charips brassicae*. *Can. Entomologist*, 102: 1 567 – 1 578.
- Schaller M, Nentwig W, 2000. Olfactory orientation of the seven-spot ladybird beetle, *Coccinella septempunctata*: Attraction of adults to plants and conspecific females. *Eur. J. Entomol.*, 97: 155 – 159.
- Sengonca C, Liu B, 1994. Responses of the different instar predator, *Coccinella septempunctata* L., to the kairomones produced by the prey and non-prey insects as well as the predator itself. *J. Plant Dis. Prot.*, 101: 173 – 177.
- Shu S, Grant GG, Langevin D, Lombardo DA, MacDonald L, 1997. Oviposition and electroantennogram responses of *Dioryctria abietivorella* (Lepidoptera: Pyralidae) elicited by monoterpenes and enantiomers from eastern white pine. *J. Chem. Ecol.*, 23(1): 35 – 50.
- Steidle JLM, van Loon JJA, 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomol. Exp. Appl.*, 108: 133 – 148.
- Stubbs M, 1980. Another look at prey detection by coccinellids. *Ecol. Entomol.*, 5: 179 – 182.
- Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH, 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Ann. Rev. Entomol.*, 47: 561 – 595.
- Toshinki I, Yukio L, Yosharu M, 1981. Behavioral and EAG synergism of various compounds to dipropyl disulfide in ovipositional attraction of the onion fly, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Ent. Zool.*, 16(4): 432 – 442.
- Turlings TCJ, Benrey B, 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Eco-Science*, 5: 321 – 333.
- Verkerk RHJ, Leather SR, Wright DJ, 1998. The potential for manipulating crop-pest-natural enemy interactions for improved insect pest management. *Bulletin of Entomological Research*, 88: 493 – 501.
- Vet LEM, Dicke M, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.*, 37: 141 – 172.
- Wadhams LJ, Birkett MA, Powell W, 1999. Aphids, predators and parasitoids. In: Goode J ed. *Insect-Plant Interactions and Induced Plant Defense* (Novartis Foundation Symposium 223). UK: Wiley, Chichester Press. 60 – 73.
- Wu CH, 1993. Responses from sensilla on the antennae of male *Helicoverpa armigera* to its sex pheromone components and analogs. *Acta Entomol. Sin.*, 36(4): 385 – 389. [吴才宏, 1993. 棉铃虫雄蛾触角的毛型感器对其性信息素组分及类似物的反应. *昆虫学报*, 36(4): 385 – 389]
- Zhu JW, Cosse AA, Obrycki JJ, Boo KS, Baker TC, 1999. Olfactory reactions of the twelve-spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata* and the green lacewing *Chrysoperla carnea* to semiochemicals released from their prey and host plant: electroantennogram and behavioral responses. *J. Chem. Ecol.*, 25(5): 1 163 – 1 177.

(责任编辑:袁德成)