

植物体表化合物 对植食性昆虫寄主接受行为的影响

曾 鑫 年

(华南农业大学 资源环境学院/天然农药与化学生物学教育部重点实验室, 广东 广州 510642)

摘要: 植物体表化合物是介导植食性昆虫寄主接受行为的重要因子,是潜在的害虫行为调节剂。植物体内的化合物可以渗透到叶表成为植物信息化合物。植物体表的可溶性糖、氨基酸、长链脂肪族烷烃以及某些次生化合物能提供植物种的或营养的信息,被昆虫的接触化学感受器感受。植食性昆虫受接触化合物的兴奋性信息与抑制性信息的平衡调节。文后还介绍了植物体表化合物组成及其接触化学感受的研究方法。

关键词: 植食性昆虫; 寄主选择; 接触化感器; 行为

中图分类号: Q965.9 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2010)05-0915-05

Effects of Surface Compounds from Plants on the Host Acceptance by Phytophagous Insects

ZENG Xin-nian

(College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Key Laboratory of Nature Pesticide and Chemical Biology, Ministry of Education, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The surface compounds from plants, which might be potential regulators of insect behaviors, are crucial factors for the mediation of host acceptance by phytophagous insects. Phytochemicals in the plants might be available in plant surface by leaching. It has revealed that the species-specific and nutrition information could be perceived by the contact chemoreceptors with surface compounds such as soluble sugars, amino acids, longer chain n-alkanes, and certain secondary metabolites. The process of host acceptance is regulated by the balance of stimulatory and deterrent input to the chemoreception neurons. The methodology for analysis of surface compounds from plants and for measurement of contact chemoreception of phytophagous insects was stated as well in the present review.

收稿日期: 2010-09-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071712)、广东省自然科学基金项目(9151064201000071)和广东省科技计划项目(2009B050400004)

作者简介: 曾鑫年(1960—),男,江西赣州人,博士,教授,博士生导师,教学名师。华南农业大学资源环境学院副院长,兼任中国昆虫学会理事、中国植物保护学会理事、国家自然科学基金委特聘专家、广东省公共突发事件应急专家、广东省昆虫学会副秘书长、《环境昆虫学报》副主编。1982年毕业于江西农业大学园艺专业,获农学学士学位;1986年毕业于华南农业大学植物保护专业,获农学硕士学位;1993年毕业于华南农业大学植物保护专业,获理学博士学位。一直从事植物保护学教学和研究工作。1989—1990年留学美国佛罗里达大学柑桔研究教育中心,重点研究柑桔病虫害与防治;1999—2002年留学西班牙化学与环境研究所,重点研究植物杀虫活性成分及其毒理学。迄今,共主持承担国际合作项目5项、国家级项目8项、省部级项目9项;发表学术论文100多篇、专著5部;获国家科技进步二等奖1项、省科技进步一等奖和二等奖各1项、省教学成果二等奖1项;获国家发明专利2项,登记农药产品1项。E-mail: zengxn@scau.edu.cn。

Key words: phytophagous insects; host selection; contact chemoreceptors; behavior

植食性昆虫在很多时空条件下都必须区分出寄主与非寄主植物,甚至选择出最适合的寄主植物或植物器官,供其取食或产卵以满足其生长发育与繁殖的需要。植食性昆虫的寄主选择过程包括寻找 (finding) 寄主和接受 (accepting) 寄主二个过程,但目前多数学者认为,植食性昆虫的寄主选择过程是由定位 (location)、识别 (recognition) 和接受 (acceptance) 寄主三个密不可分的环节构成^[1-3]。在定位阶段,昆虫首先远距离感受到寄主植物散发出的挥发性信息化合物,感受到寄主植物的存在,然后在视觉的介导下趋向寄主植物所处位置;在识别阶段,昆虫近距离受嗅觉和视觉的介导定向降落到寄主植物上,如果此时寄主植物的挥发性化合物的信号足够强烈而明确,昆虫就能很快地找到寄主植物;在接受阶段,昆虫依靠触觉(接触化学感觉和接触机械感觉)感受寄主植物体表的化学信息和结构信息,从而判别寄主植物的适合性。可以看出,寄主植物信息化合物在植食性昆虫的寄主选择过程中具有重要作用。目前,寄主植物挥发性化合物对植食性昆虫寄主选择行为的影响已有较深入的认识和研究报道,有许多研究成果已开始进入实际应用^[4-9]。然而,由于研究上难以排除植物挥发物和体内化合物的影响,植物体表化合物对植食性昆虫寄主选择行为的影响的研究报道却还不多。从害虫生态控制的角度来看,阐明植物体表化合物对昆虫寄主选择的作用将有利于更加高效和实用的害虫行为调节剂的研究与开发。本文试图根据已有的研究结果在这一方面作一个综述供同行参考,以推动相关的研究。

1 植物体表的信息化合物

植物体表的化学组成直接影响植食性昆虫的寄主接受过程,进而影响到其取食和产卵活动。应该注意的是,植物体内的各种化学物质可能通过外渗作用分布到体表,成为介导植食性昆虫的信息化合物^[10]。目前已知的能影响昆虫接受寄主植物过程的植物体表化合物主要有以下几类。

1.1 植物营养化合物

昆虫接触化感器的最主要功能就是识别食物,因此营养化合物也就自然成为寄主植物的信息化合物。植物体内的营养化合物可以渗透到体表成为昆虫选择接受寄主的信息化合物,这取决于植物表皮对该化合物透性。一般认为可溶性糖和游离氨基酸能渗透到体表,而蛋白质渗透的可能性较小。Deridj 等^[11]研究了植物光合产物可溶性糖(葡萄糖、蔗糖、果糖)和游离氨基酸在玉米、向日葵、豚草、韭菜叶表的情况,发现可溶性糖的组成能提供特定的植物状态信息(叶龄与生长状态),而氨基酸的组成具有种的属性,特别是蛋氨酸、鸟氨酸、谷氨酰胺、甘氨酸、谷氨酸、丙氨酸、组氨酸、苏氨酸、酪氨酸的种的特征更加明显。电生理研究的结果认为,接触化感器不能识别植物甾醇、维生素、脂肪酸和有机酸类化合物^[12]。

亚洲玉米螟具有选择高含糖量玉米品种产卵的行为,而其产卵选择性与玉米叶表的葡萄糖含量呈正相关,表明叶表的葡萄糖分子具有介导亚洲玉米螟选择产卵的作用^[13]。

1.2 植物体表蜡质

植物体表蜡质是被覆在植物叶、枝、茎和果等外表的一层有机混合物,具有防治水分蒸发和微生物侵入等功能。目前已鉴定的蜡质组分有 100 多种,主要是脂肪族化合物、环状化合物以及甾醇类化合物等。脂肪族化合物是植物表皮蜡质最常见的组分,包括长链脂肪酸、醛、伯醇和仲醇。一般脂肪酸化合物的碳链较短,其长度一般在 18~36 个碳原子,最少的仅为 12 个碳原子。而蜡质酯类的碳链较长,有的甚至达到 60 个碳原子。环状化合物和甾醇类等有机物在植物表皮蜡质中比较少见,但在某些植物中是表皮蜡质的主要成分。

植物体表蜡质能提供多样的植物信息,包括营养的和种的信息。但是,目前对于植物体表蜡质组成的量比却了解得非常少,主要是因为各成分的研究受提取溶剂、时间、温度等的影响差异非常大^[11]。已有的多数研究结果表明,长链(C_{23} - C_{33})脂肪族化合物对昆虫有介导或刺激取食和产卵的作用,而短链化合物则有抑制作用^[14]。譬如,从大豆体表蜡质中分离的链烷(C_{27} 、 C_{29} 、 C_{31} 及 C_{33})能够刺激豌豆蚜和豆守瓜的取食行为。

1.3 植物体表次生化合物

植物体内的次生物质可以透过表皮渗透到体表或能通过腺体结构分泌到体表,成为该植物的“指纹”信息化合物^[15]。植物体表的次生化合物也能提供植物的营养状态信息,如烟草叶面的蔗糖酯含量与可溶性总糖和还原糖的含量呈正相关^[16]。大多数植物次生物对昆虫的接触化学感受都起抑制作用^[12],但洋葱叶表受病原细菌为害后产生的挥发物二丙基二硫醚对葱蝇有介导刺激产卵作用^[17],而甘蓝根蝇则对寄主叶表的非挥发物芥子油苷和噻三氮杂化合物有刺激产卵作用^[18]。黑脉金斑蝶(*Dannus plexippus*)能用中足跗节上的接触化感器感受寄主植物马利筋上分离到的槲皮素吡喃葡萄糖吡喃半乳糖苷、槲皮素二吡喃鼠李糖吡喃半乳糖苷和槲皮素芸香糖苷三种黄酮类化合物,引起产卵行为^[19]。然而,植食性昆虫对寄主的选择往往并不是由单一的植物体表次生信息化合物介导,而是受兴奋性与抑制性化合物的质与量的特定组合的介导。

1.4 无机盐

植物体表的无机盐是否在寄主选择中发挥信息化合物的作用还难以确定。但是,电生理研究表明,在昆虫的接触化感器中存在能被单价阳离子盐酸盐刺激的神经元,一类能对低盐产生反应,另一类对高盐产生反应^[12]。

2 昆虫对植物体表化合物的感受

昆虫利用接触化学感受器(contact chemoreceptor; 通常称味觉感受器 gustatory receptor)采集植物的体表化合物信息。这是昆虫特有的味觉系统,它并不一定要通过取食才能知道寄主植物的适合性,而是用带有接触化学感受器的虫体部分接触植物表面的化学信息物就可以确定植物的营养组成等信息,从而选择出最适合的寄主或寄主部位。昆虫的接触化感器可以分布于虫体的各个部位,如触角、口器、翅、足、产卵器等,依昆虫种类而异。不同部位的感受器受到刺激之后,会引起不同的行为反应。例如,前足的感受器受到刺激会使昆虫张开唇瓣产生取食行为,而刺激产卵器上的感受器则会引发产卵行为。

关于植食性昆虫的接触化感作用已有较全面的综述^[12-20]。接触化感器是昆虫体表外突的毛状、刺状或锥状的单孔感受器,主要分布于上唇、下唇、下颚、触角、跗节和产卵器上^[21]。此外,在大多数昆虫的翅缘也存在少量的接触化感器,而直翅目昆虫则在全身都有分布。接触化感器与嗅觉感器均是化感器,且均属有孔感器。这两类感器的典型区别是接触化感器只在感器的顶端有一个孔(故又称单孔化感器)、有少量的化感神经元(一般3~10个)和1个机械感觉神经元的树突直接伸至感器孔口、神经轴突伸向所处的神经节,而嗅觉感器在感器壁上有许多孔(又称多孔化感器)、有大量的化感神经元的树突伸向充满体液的感器腔、神经轴突伸向脑的触角叶。要特别注意的是接触化感器主要感受非挥发物,但也能感受高浓度的挥发物;而嗅觉感器除了感受挥发物外也能感受非挥发物溶液。

昆虫的接触化感器内有多个化感神经元,通常认为既有兴奋性神经元,也有抑制性神经元。兴奋性神经元对信息化合物的敏感性比抑制性神经元的要高4~7个数量级。当昆虫接触的是一个含多种化合物混合物时,接触化感器并不一定是对某一化合物产生动作电位反应,而是受化合物的质和量的共同影响产生协同效应。

3 植物体表化合物对植食性昆虫寄主选择行为的影响

昆虫通过接触或敲击植物体表使接触化感器能够采集植物体表信息化合物。化感器顶端开口上覆有一层粘液质,可以采集干燥叶表的化合物。植物体表信息化合物可以直接进入化感器与神经元树突上的受体结合,将化学信号转变为生物电信号,引起昆虫的行为反应。但是,目前还不清楚昆虫的接触化感器是否有选择地采集植物体表的化合物。

植食性昆虫在找到寄主植物以后是否接受其为取食与产卵的场所,需要综合植物体表提供的化学信息,并受兴奋性信息与抑制性信息的平衡调节,最后作出接受或拒绝的行为反应。电生理研究发现,斜纹夜蛾等鳞翅目昆虫兴奋性感受细胞对寄主与非寄主植物汁液的电位反应基本一样,但非寄主汁液却能引起抑制性感受细胞产生强烈的电位反应^[12]。这说明非寄主植物的化学信号对昆虫寄主选择行为的影响更大。

4 植物体表化合物组成及其化学感受的研究方法

4.1 植物体表化合物的分析

由于能获得的植物体表化合物的量一般都非常少,目前所有的植物体表化合物的分析都是利用溶剂将体表化合物提取出来,然后采用气相色谱或高效液相色谱与质谱联用仪(GC-MS或HPLC-MS)进行定性与定量分析。常用的溶剂有水、甲醇、氯仿、正己烷等。由于有机溶剂常常会破坏植物表面,将植物体内的化合物也溶解提取出来,建议选用水作溶剂较合适,这也因为自然界中植物体表常常有水。无论用何种溶剂,最重要的是要达到既能提取完全表面化合物,又不会带出其它化合物,以减少对分析结果的影响。一般是采用水或其它溶剂淋洗的方法提取体表化合物,也可将植物叶片等快速浸入溶剂中数秒钟来提取。

Schoni 等^[22]采用将洋葱叶分别浸入 500 mL 氯仿和甲醇 5 s,然后过滤、减压浓缩,定溶至每毫升 1 克叶重当量(g/mL)的方法获得洋葱叶表提取液,供生测和色谱分析用。

4.2 昆虫接触化感器与接触化学感受作用的研究

昆虫接触化感器的观察与确定必须建立在昆虫取食与产卵行为研究的基础上。可以通过比较观察完整昆虫与稀盐酸失活、封蜡屏蔽或手术摘除器官(触角、足、翅、产卵器等)昆虫的行为反应,鉴别出该昆虫是否利用接触化感器选择其寄主植物。针对昆虫目标器官,可以采用扫描电镜进行感觉器的超微形态观察,外形为毛状、刺状、锥状等结构,在顶端有一个孔、侧壁无孔者,可以判定属接触化感器。由于化学感受器是有孔感受器,能被硝酸银染色,因此可以通过硝酸银染色法在光学显微镜下先区分出化学感受器的存在,然后利用电生理方法进一步鉴别出接触化感器^[23]。

接触化学感受对昆虫取食影响的研究一般采用琼脂法。将一定量的植物体表化合物与融熔的琼脂混合,乘热均匀平铺在载玻片上,冷却后接入试虫,并观察和记录试虫的取食情况。接触化学感受对昆虫产卵影响的研究多采用滤纸法。选用大小合适的定性滤纸,对折剪开,其中的一半用一定量的植物体表化合物溶液处理,另一半用相同的溶剂处理,然后将其拼合在一起。将拼合的滤纸提供给试虫产卵,观察和记录试虫的产卵情况。昆虫在能接受的寄主植物的体表化合物的介导下,会表现出连续的取食或产卵行为。

5 讨 论

植物的体表化合物影响植食性昆虫寄主选择行为的接受过程。植物体表中的营养化合物和“指纹”次生化合物通过刺激或抑制接触化感器中的兴奋性或抑制性神经元,为植食性昆虫提供植物适合性的信息。目前,对昆虫的接触化感器的生理学研究已取得很大进展^[24-27],但对植物体表化合物的种类及组成的研究却相当滞后。同时,对植食性昆虫的接触化学感受行为及其生态学意义和在生产实践中的应用价值的研究也有待深入。

参考文献:

- [1] Finch S, Collier R H. Host-plant selection by insects—A theory based on ‘appropriate/inappropriate landings’ by pest insects of cruciferous plants [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 2000 96: 91 - 102.
- [2] Powell G, Tosh C R, Hardie J. Host plant selection by aphids: Behavioral, evolutionary, and applied perspectives [J]. *Annual Review of Entomology* 2006 51: 309 - 330.
- [3] 陆宴辉, 张永军, 吴孔明. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略 [J]. *生态学报* 2008 28(10): 5113 - 5122.
- [4] Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 1986 31: 121 - 144.
- [5] Martel J W, Alford A R, Dickens J C. Evaluation of a novel host plant volatile-based attracticide for management of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) [J]. *Crop Protection*, 2007, 26: 822 - 827.
- [6] 陈辉, 李宗波. 植物挥发性化合物在小蠹虫寄主选择中的作用 [J]. *福建林学院学报* 2006, 26(1): 87 - 91.
- [7] 杜秀娟, 宋丽文, 高长启, 等. 松果梢斑螟不同危害期红松挥发性物质及与寄主选择的关系 [J]. *林业科学* 2010 46(8): 107 - 113.
- [8] 陈炳旭, 董易之, 梁广文, 等. 板栗挥发物对桃蛀螟成虫寄主选择行为的影响 [J]. *应用生态学报* 2010 21(2): 464 - 469.

- [9]卢伟,侯茂林,文吉辉,等.植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响[J].植物保护,2007,33(3):7-11.
- [10]Tukey H B. Leaching of substances from plants [M]//Preece T E, Dickinson C H. Ecology of Leaf Surface Micro-organisms. London: Academic Press, 1971: 67-80.
- [11]Derridj S, Wu B R, Stammitti L et al. Chemicals on the leaf surface, information about the plant available to insects [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1996, 80: 197-201.
- [12]Chapman R F. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects [J]. Annual Review of Entomology, 2003, 48: 455-484.
- [13]张华平,高九思,王晓霞,等.亚洲玉米螟在不同玉米品系上产卵选择性的研究[J].现代农业科技,2006(10):82-83.
- [14]王美芳,陈巨莲,原国辉,等.植物表面蜡质对植食性昆虫的影响研究进展[J].生态环境学报,2009,18(3):1155-1160.
- [15]Stadler E, Baur R, De Jong R. Sensory basis of host-plant selection: in search of the 'fingerprints' related to oviposition of the cabbage root fly [J]. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 2002, 48: 265-280.
- [16]阳会兵,杨俊兴,周清明,等.不同烤烟品种叶表面蔗糖酯及相关化学成分的研究[J].中国农学通报,2009,25(24):118-121.
- [17]Gouingu e S P, Buser H R, Stadler E. Host-plant leaf surface compounds influencing oviposition in *Delia antiqua* [J]. Chemoecology, 2005, 15: 243-249.
- [18]De Jong R, Maher N, Patrian B, et al. Rutabaga roots, a rich source of oviposition stimulants for the cabbage root fly [J]. Chemoecology, 2000, 10: 205-209.
- [19]Baur R, Haribal M, Renwick J A A et al. Contact chemoreception related to host selection and oviposition behaviour in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* [J]. Physiological Entomology, 1998, 23: 7-19.
- [20]Hallem E A, Dahanukar A, Carlson J R. Insect odor and taste receptors [J]. Annual Review of Entomology, 2006, 51: 113-135.
- [21]Dahanukar A, Hallem E A, Carlson J R. Insect chemoreception [J]. Current Opinion in Neurobiology, 2005, 15: 423-430.
- [22]Schoni R, Stadler E, Renwick J J A et al. Host and nonhost plant chemicals influencing the oviposition behavior of several herbivorous insects [J]. Chemical Senses, 1987, 12: 192-192.
- [23]严福顺.鳞翅目昆虫的味觉感受器及其电生理研究方法[J].昆虫知识,1995,32(3):169-172.
- [24]娄永根,程家安.昆虫的化学感觉机理[J].生态学杂志,2001,20(2):66-69.
- [25]赵国强,刘晓光,罗梅浩.昆虫对寄主植物选择的化学感受机理[J].河南科技大学学报:自然科学版,2006,27(4):80-83.
- [26]杨慧,严善春,彭璐.鳞翅目昆虫化学感受器及其感受机理新进展[J].昆虫学报,2008,51(2):204-215.
- [27]孙乐娜,张辉洁,龚达平,等.昆虫味觉受体研究进展[J].蚕学通讯,2009,29(3):47-53.