

植物挥发物对蛾类昆虫性信息素的影响*

张秀歌** 李 祥 孙小旭 李思翰 董文霞***

(云南农业大学植物保护学院, 生物多样性与病害控制教育部重点实验室,
省农业生物多样性利用与保护重点实验室, 昆明 650201)

摘 要 在植物与昆虫的协同进化过程中, 植物挥发物与昆虫性信息素的相互关系一直以来被认为是物种间的重要通信系统。这种相互关系表现为植物挥发物对昆虫生理和行为的影响上, 影响昆虫性信息素的合成和昆虫对性信息素的行为反应。本文针对植物挥发物对蛾类昆虫性信息素的影响进行了综述。评述了寄主植物挥发物对蛾类昆虫性信息素或前体的合成及性信息素的产生与释放的影响, 总结了寄主植物和非寄主植物挥发物对蛾类昆虫的求偶行为的调控作用及对蛾类昆虫性信息素的增效或抑制作用阐述了植物挥发物影响蛾类昆虫对性信息素行为反应的机理, 并且讨论了目前存在的问题。

关键词 植物挥发物, 蛾类昆虫, 性信息素, 行为反应, 机理

Effect of plant volatiles on moth sex pheromone

ZHANG Xiu-Ge** LI Xiang SUN Xiao-Xu LI Si-Han DONG Wen-Xia***

(College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Agro-biodiversity and Pest Management of
Education Ministry of China, Yunnan Key Laboratory Agro-biodiversity and Conservation, Kunming 650201, China)

Abstract In the process of co-evolution of plants and insects, interactions between insect pheromones and plant volatiles have been recognized as a key communication system between species. Such interactions are manifested as effects or influences of the plant volatile on insect physiology and behaviors, which result in pheromone signal substances and behavioral responses to insect sex pheromone. This paper focused on the effect of plant volatiles on moth sex pheromone. The effects of host plant volatiles on the synthesis of moth sex pheromone or precursors, and on the production or release of pheromones were reviewed. The calling behaviors of moth in response to particular plant cues were summarized, and the influence of host plant and non-host plant volatiles on moth responses to sex pheromones was introduced. The possible mechanism about the effect of plant volatiles on the behavioral response of moths to sex pheromone was also discussed in the paper, as well as current research problems and future perspectives.

Key words plant volatiles, mothsex pheromone, behavioral responses, mechanism

在植物与昆虫协同进化的过程中, 植物挥发物与昆虫行为的相互作用关系一直被认为是昆虫与植物关系的核心问题之一(钦俊德, 1987)。通常, 植物挥发性信息化合物对昆虫的求偶、交配等行为具有显著的影响。这主要表现为某些化合物对昆虫性信息素的合成、释放以及对性信息素源的搜寻、定向行为等的影响(Reddy and Guerrero, 2004)。

鳞翅目是昆虫性信息素研究中最最为详尽的一个目, 国内外关于植物挥发物与蛾类性信息素的互作研究已有大量报道。本文主要概述了植物挥发物与蛾类性信息素作用关系的研究进展, 包括对植物挥发物影响蛾类昆虫性信息素或前体的合成、性信息素的产生与释放、求偶行为、对性信息素的行为反应以及其行为反应机理等方面进行了详细的评述。以期今后在该领域的研

* 资助项目 Supported projects: 云南玉溪红塔集团项目: 有机烟生物防治技术研究(KX140748)

**第一作者 First author, E-mail: zxg19890113@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: dongwenxia@163.com

收稿日期 Received: 2015-02-05, 接受日期 Accepted: 2015-04-10

究提供理论依据,并为利用性信息素预测和防治蛾类害虫提供新的思路。

1 植物挥发物对蛾类昆虫信息素产生与释放的影响

寄主植物的气味能够刺激蛾类昆虫性信息素的合成并加快释放速率,以促进两性间的相互吸引和交配行为(Dicke and Sabelis, 1992; Landolt and Phillips, 1997)。这种现象最早的报道是4种巢蛾 *Yponomeuta evonymellus* (L.)、*Yponomeuta cagnagellus* (Hübner)、*Yponomeuta padellus* (L.) 和 *Yponomeuta plumbellus* (Denis & Shiffermüller) (Hendrikse and Vos-Bünnemeyer, 1987)。随后, Raina (1988) 发现大棉铃虫 *Helicoverpa phloxiphaga* Grote & Robinson 在其寄主植物火焰草 *Castilleja indivisa* Engelm. 附近活动时, 寄主植物释放的挥发物刺激雌蛾产生大量的性信息素, 而在无寄主植物的条件下, 只检测到极少量的性信息素。Raina 等 (1992) 还发现, 玉米穗丝和番茄果实释放的挥发物均能够刺激野生美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* (Boddie) 性信息素的合成及释放, 其中 3-甲基-1-丁醇和苯乙醛这两种挥发物组分的作用效果最为明显。类似的现象还发生在烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Fabricius) 和粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* (Hübner) 上。烟芽夜蛾在没有寄主植物情况下雌蛾几乎不产生性信息素, 但是寄主植物陆地棉 *Gossypium hirsutum* L. 和烟草 *Nicotiana tabacum* L. 能够诱导野生 F₁ 代雌蛾性信息素的产生 (Raina *et al.*, 1997)。Landolt 和 Heath (1990) 的研究发现, 结球甘蓝 *Brassica oleracea* L. 的挥发物能刺激粉纹夜蛾雄性信息素的合成和释放, 并且发现当雄蛾暴露于结球甘蓝叶片和雌性信息素的混合气味之中时, 会合成更多的性信息素; 当用陆地棉气味刺激雌蛾时, 雌蛾能够吸引更多的雄蛾 (Landolt *et al.*, 1994)。

2 植物挥发物作为蛾类昆虫信息素组分或组分的前体

寄主植物挥发物在蛾类昆虫性信息素的合

成或转化过程中, 发挥着极为重要的作用。这表现为一些蛾类昆虫的幼虫或成虫通过取食寄主植物或摄入寄主植物释放的化合物, 在体内经过一系列的化学变化后, 生成性信息素或其前体物质 (Nishida, 2002)。通常, 蛾类昆虫的性信息素成分与寄主植物所含有的化合物种类有密切的联系 (Landolt and Phillips, 1997)。

Baker (1989) 的研究指出, 许多雄性蛾类昆虫的性信息素成分与植物中普遍存在的化合物具有完全一致或类似的结构组成。例如, 梨小食心虫 *Grapholitha molesta* (Busck) 的雄性信息素为4种化合物的混合物, 其中, (*E*)-肉桂酸乙酯、2-甲基茉莉酮酸酯、茉莉酸甲酯这3种组分均已被证明来源于苹果挥发物, 被幼虫摄入后待求偶时大量释放出体外 (Baker *et al.*, 1981)。*d*-芳樟醇广泛存在于多种植物挥发物中, 是粉纹夜蛾 *T. ni* 的雄性信息素, 通常可从芫荽 *Coriandrum sativum* L. 种子中提取 *d*-芳樟醇作为粉纹夜蛾雌蛾引诱剂的主要成分 (Landolt and Heath, 1990)。

寄主植物里的某些生物同样也可作为蛾类昆虫的性信息素或其前体物质 (Eisner and Meinwald, 1987)。例如, 一些蛾类昆虫可以利用吡咯里西啶生物碱 (Pyrrolizidine Alkaloids, PAs) 作为其性信息素的合成前体, 但该现象仅存在于某些灯蛾科的昆虫中 (McNeil and Delisle, 1989; Nishida, 2002)。伊莎贝尔虎蛾 *Pyrrehartia isabella* (J. E. Smith)、美丽灯蛾 *Utetheisa ornatrix* (L.)、盐泽灯蛾 *Estigmene acrea* (Drury)、八点灰灯蛾 *Cretonotos transiens* (Walker) 等蛾类的雄性信息素组分均含有 7-羟基 -6,7-二氢 -5H-吡咯里嗪 -1-甲醛 (Hydroxydanaidal), 该物质来源于这些蛾类幼虫取食各自寄主植物后所获得的 PAs, 并经过一系列的理化反应而生成 (Krasnoff and Yager, 1988; Conner *et al.*, 1990; Edgar *et al.*, 2007)。

3 植物挥发物调控蛾类昆虫的求偶行为

蛾类昆虫为繁殖后代, 保障种族的延续, 性成熟后求偶、交配。植物挥发物不仅能影响蛾类

昆虫的定向行为,也可干预其生殖行为,对两性蛾类的求偶、交配活动有明显的调节作用(Landolt and Phillips, 1997; Schoonhoven *et al.*, 2005)。研究发现,蛾类昆虫的交配场所通常集中在对雌蛾有吸引力的地方(Thornhill and Alcock, 1983)。当寄主植物存在时,能显著提高蛾类等昆虫的交配成功率(杜家纬, 2001)。通常,雌蛾利用寄主植物的挥发性信息化合物找到寄主,雄蛾则主要靠雌蛾释放的性信息素找到配偶,以完成求偶、交配行为。

Riddiford 和 Williams (1967) 首次报道了寄主植物对蛾类昆虫求偶行为的调控作用,并发现红橡树 *Quercus rubra* L. 叶片释放的(E)-2-己烯醛能刺激多音天蚕 *Antheraea polyphemus* (Cramer) 雌蛾产生求偶行为(Riddiford, 1967)。Hendrikse 和 Vos-Bunnemeyer (1987) 研究 2 种巢蛾属昆虫 *Y. evonymellus* 和 *Y. padellus* 时发现,当寄主植物存在时,会刺激更多的雌蛾产生求偶行为。向日葵同斑螟 *Homoeosoma electellum* (Hulst) 雌蛾处于寄主植物的周围时,求偶起始时间提前,求偶期显著延长,求偶次数增加(McNeil and Delisle, 1989)。小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 和粉纹夜蛾 *T. ni* 等蛾类昆虫的求偶行为也表现出类似的现象(Pittendrigh and Pivnick, 1993; Landolt *et al.*, 1994)。

通常,蛾类昆虫可在复杂的生境中辨别出适宜的寄主植物,并能有效避开不适宜自身与后代生长、发育的植物(Zhang and Schlyter, 2004; Schoonhoven *et al.*, 2005; De Bruyne and Baker, 2008)。非适宜的植物对蛾类昆虫的交配行为会产生严重的不利影响。例如,棉贪夜蛾 *Spodoptera littoralis* (Boisduval) 是一种多食性的蛾类害虫,其危害植物多达 40 个属(Brown and Dewhurst, 1975)。室内研究发现,在寄主陆地棉 *G. hirsutum*、蓖麻 *Ricinus communis* L. 挥发物存在的条件下,棉贪夜蛾雌蛾的求偶起始时间显著提前,求偶持续时间延长,而非寄主植物鸭嘴花 *Adhatoda vasica* Nees 的挥发物推迟了雌蛾求偶起始时间,缩短了求偶持续的时间(Sadek and Anderson, 2007; Binyameen *et al.*, 2013)。这些发现说明

了求偶的刺激产生是蛾类对植物信号的反应,生殖上成熟的雌蛾在没有适宜寄主植物时可能会导致生殖抑制(Landolt and Heath, 1990)。

4 植物挥发物影响蛾类昆虫对性信息素的定向反应

4.1 植物挥发物增效(增加)蛾类昆虫对性信息素的定向反应

植物挥发物与性信息素可以协同调控多数蛾类昆虫的定向、求偶等行为(杜永均和严福顺, 1994)。研究发现,某些寄主植物挥发物与雌蛾产生的性信息素同时存在时,能显著增强对雄蛾的引诱效果(McNeil and Delisle, 1989; Landolt and Phillips, 1997)。有学者认为这可能是由于雌蛾进行交配、产卵等行为时需要受到某些挥发物的刺激作用,且这些挥发物可使雌蛾大量合成并释放性信息素。

在植物挥发物与性信息素的协同作用中,一些挥发物能增强蛾类昆虫对性信息素的反应强度,使其表现出更为强烈的行为反应(Shorey, 1973; Dickens *et al.*, 1990; Landolt *et al.*, 1992)。绿叶气味物质是首先被报道对昆虫信息素起增效作用的挥发物(Dickens, 1989)。至今,(Z)-3-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯-1-醇仍为较常见的具有对昆虫性信息素增效作用的化合物。这些物质能显著增强美洲棉铃虫 *H. zea*、苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (L.)、美洲烟芽夜蛾 *H. virescens*、小菜蛾 *P. xylostella*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 等多种蛾类昆虫对性信息素的行为反应(Dickens *et al.*, 1993; Light *et al.*, 1993; Reddy and Guerrero, 2000; Deng *et al.*, 2004b)。

一些芳香族类、萜类物质也会增强蛾类昆虫对性信息素的行为反应。女贞细卷蛾 *Eupoecilia ambiguella* Hb. 是葡萄作物上的重要害虫之一,当(+)-松油烯-4-醇、(E)- β -法尼烯、水杨酸甲酯等挥发物存在时,能显著提高其雄蛾对雌蛾性信息素的反应强度(Schmidt-Büsser *et al.*, 2009)。

表 1 植物挥发物质对蛾类昆虫性信息素增效作用的实例 (自 2000 年)
Table 1 Examples of synergism of plant volatiles and moth sex pheromones since 2000

虫名 Insect	植物挥发物 Plant volatiles	性信息素组分 Sex pheromone	参考文献 Reference
女贞细卷蛾 <i>Eupoecilia ambigua</i>	(Z)-3-己烯醇 (Z)-3-hexenol 松油烯-4-醇 Terpinen-4-ol (E)-法尼烯 (E)-farnesene 水杨酸甲酯 Methyl salicylate	(Z)-9-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-dodecenyl acetate 十二碳烯-1-醇乙酸酯 Dodecenyl acetate 十八烷醇乙酸酯 Octadecyl acetate	Schmidt-Büsser <i>et al.</i> , 2009
葡萄花翅小卷蛾 <i>Lobesia botrana</i>	(E)- β -石竹烯 (E)- β -caryophyllene (Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate 1-己醇 1-hexanol 1-辛烯-3-醇 1-octen-3-ol	(E,Z)-7,9-十二碳二烯-1-醇乙酸酯 (E,Z)-7,9-dodecadienyl acetate (E,Z)-7,9-十二碳二烯-1-醇 (E,Z)-7,9-dodecadien-1-ol (Z)-9-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-dodecenyl acetate	von Arx <i>et al.</i> , 2012
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	(Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate (E)-2-己烯醛 (E)-2-hexenal (Z)-3-己烯-1-醇 (Z)-3-hexen-1-ol	(Z)-11-十六碳烯醛 (Z)-11-hexadecenal (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecenyl acetate (Z)-11-十六碳烯醇 (Z)-11-hexadecenol	Reddy and Guerrero, 2000
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	(Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate (Z)-3-己烯基乙酸酯+(Z)-3-己烯-1-醇+(E)-2-己烯醛 (Z)-3-hexenylacetate+(Z)-3-hexen-1-ol +(E)-2-hexenal	(Z)-11-十六碳醛 (Z)-11-hexadecenal (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecenyl acetate (Z)-11-十六碳烯-1-醇 (Z)-11-hexadecen-1-ol	Li <i>et al.</i> , 2012
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	(Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate (Z)-3-己烯-1-醇 (Z)-3-hexen-1-ol	(Z)-11-十六碳醛 (Z)-11-hexadecenal (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecenyl acetate (Z)-11-十六碳烯醇 (Z)-11-hexadecenol	Dai <i>et al.</i> , 2008
苹果蠹蛾 <i>Cydia pomonella</i>	梨酯 Ethyl (2E,4Z)-2,4-decadienoate	(E,E)-8,10-十二碳二烯-1-醇 (E,E)-8,10-dodecadien-1-ol (codlemone)	Knight <i>et al.</i> , 2005 ; Kutinkova <i>et al.</i> , 2005
苹果蠹蛾 <i>Cydia pomonella</i>	(+)-芳樟醇 (+)-linalool (E)- β -法尼烯 (E)- β -farnesene (Z)-3-己烯-1-醇 (Z)-3-hexen-1-ol	(E,E)-8,10-十二碳二烯-1-醇 (E,E)-8,10-dodecadien-1-ol (codlemone)	Yang <i>et al.</i> , 2004
苹果蠹蛾 <i>Cydia pomonella</i>	R(+)-柠檬烯 R(+)-limonene 芳樟醇 Linalool (E)- β -法尼烯 (E)- β -farnesene 梨酯 Ethyl (E,Z)-2,4-decadienoate	(E,E)-8,10-十二碳二烯-1-醇 (E,E)-8,10-dodecadien-1-ol (codlemone)	Schmera and Guerin, 2012
梨小食心虫 <i>Grapholita molesta</i>	(Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate (Z)-3-己烯醇 (Z)-3-hexenol (E)-2-己烯醛 (E)-2-hexenal 苯甲腈 Benzonitrile	(Z)-8-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-8-dodecenyl acetate (E)-8-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (E)-8-dodecenyl acetate (Z)-8-十二烯醇 (Z)-8-dodecenol	Varela <i>et al.</i> , 2011
甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	(E)-2-己烯醛 (E)-2-hexenal 苯乙醛 Phenylacetaldehyde (Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate (Z)-3-己烯醇 (Z)-3-hexenol	(Z,E)-9,12-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,12-tetradecadienyl acetate (Z)-9-十四碳烯醇 (Z)-9-tetradecenol	Deng <i>et al.</i> , 2004b

续表 1 (Table 1 continued)

虫名 Insect	植物挥发物 Plant volatiles	性信息素组分 Sex pheromone	参考文献 Reference
小地老虎 <i>Agrotis ipsilon</i>	菩提树花粗提物 The linden flower extract	(Z)-7-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-7-dodecen-1-yl acetate (Z)-9-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-tetradecen-1-yl acetate (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecen-1-yl acetate	Barrozo <i>et al.</i> , 2010
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	苯甲醛 Benzaldehyde 苯乙醛 Phenyl-acetaldehyde (Z)-6-壬烯醇 (Z)-6-nonenol 水杨醛 Salicylaldehyde	(Z)-9-十六碳烯醛 (Z)-9-hexadecenal (Z)-11-十六碳烯醛 (Z)-11-hexadecenal	Deng <i>et al.</i> , 2004a
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	苯乙醛+乙酸苯甲酯 Phenylacetaldehyde+benzyl acetate	(Z)-9-十六碳烯醛 (Z)-9-hexadecenal (Z)-11-十六碳烯醛 (Z)-11-hexadecenal	李洋洋等, 2014
棉贪夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i>	芳樟醇 Linalool	性信息素粗提物 Sex pheromone extracts	Minoli <i>et al.</i> , 2012
棉贪夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i>	寄主植物棉花的叶片 Freshly detached leaves from a host plant cotton	十四烷醇乙酸酯 Tetradecyl acetate (Z)-9-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-tetradecenyl acetate (E)-11-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (E)-11-tetradecenyl acetate (Z)-11-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-tetradecenyl acetate (Z,E)-9,12-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,12-tetradecadienyl acetate (Z,E)-9,11-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,11-tetradecadienyl acetate (E,E)-10,12-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (E,E)-10,12-tetradecadienyl acetate (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecenyl acetate	Binyameen <i>et al.</i> , 2013

另外,当几种挥发物同时存在时,也可大幅提高蛾类昆虫对性信息素的行为反应。例如(Z)-3-己烯基乙酸酯、(Z)-3-己烯-1-醇和(E)-2-己烯醛这3种挥发物按一定比例混合存在时,与单独使用性信息素相比,在田间能显著提高对小菜蛾 *P. xylostella* 雄蛾的诱捕量(Li *et al.*, 2012)。

田间试验还发现,将一些植物挥发物组分添加到性诱剂中,不但能增加对雄虫的引诱效果,对雌蛾也表现出一定的引诱作用。Reddy 和 Guerrero (2000) 研究发现,将小菜蛾 *P. xylostella* 寄主结球甘蓝 *B. oleracea* 挥发物成分(Z)-3-己烯基乙酸酯添加到性诱剂中,不仅显著提高了雄蛾引诱率,而且雌蛾引诱率提升了5~6倍。而性信

息素与(Z)-3-己烯基乙酸酯、(Z)-3-己烯-1-醇、异硫氰酸丙烯酯混合物在田间协同作用,不仅小菜蛾 *P. xylostella* 雄虫引诱率提升75.0%,同时还诱捕到6.6%的雌蛾(Dai *et al.*, 2008)。将正庚醛、苯甲醛分别与棉铃虫 *H. armigera* 性诱剂在田间协同诱蛾,其诱蛾量分别提高了86%和33%,同时观察到雌蛾的引诱率分别占10.34%和4.14%的雌蛾(方宇凌和张钟宁,2002)。梨酯是苹果蠹蛾 *C. pomonella* 一种新的高效两性引诱剂(Light *et al.*, 2001),在田间诱捕实验中,梨酯释放到用性信息素诱捕害虫的苹果园中,不仅雄蛾的诱捕数量显著增加,且诱捕到比梨酯单独使用时更多的雌蛾(Yang *et al.*, 2005)。

4.2 植物挥发物抑制蛾类昆虫对性信息素的定向反应

植物挥发物除了可作为蛾类昆虫的引诱剂、性信息素前体和性信息素增效剂外,某些挥发物成分与性信息素同时存在时,也会表现出一定的拮抗作用(Pickett *et al.*, 1999)。田间实验表明,非寄主植物白杨挥发物中的壬醛和针叶树挥发物中的 α -蒎烯能有效的干扰台湾樱小卷蛾 *Enarmosa formosana* (Scopoli) 雄蛾对性信息素的定向反应(McNair *et al.*, 2000)。Bedard (2002) 等发现,非寄主植物释放的某些醛类、醇类等挥发物能大大削弱性信息素对云杉球果小卷蛾 *Cydia strobilella* (L.) 雄蛾的引诱效果。水杨酸甲酯能显著降低粉红天社蛾 *Thaumetopoea pityocampa* Denis and Schiffmüller 雌蛾性信息素对雄蛾引诱效果(Jactel *et al.*, 2011)。棉贪夜蛾 *S. littoralis* 是一种多食性的蛾类害虫,其非寄主植物鸭嘴花 *A. vasica* 和云杉 *Picea abies* (L.) Karst. 挥发物能够导致雌蛾性信息素对雄蛾的引诱能力下降(Binyameen *et al.*, 2013)。E-7, Z-9-十二碳烯-1-醇乙酸酯(E-7, Z-9-dodecadien-1-yl acetate)是花翅小蛾属 *Lobesia* spp. 昆虫常见的性信息素组分之一,研究表明,当柠檬醛与其共存时,对雄蛾的引诱率将下降至 10% 左右(De Kramer *et al.*, 2002)。

植物挥发物对性信息素的抑制作用还取决于化合物的种类与浓度。这类化合物在寄主植物和非寄主植物的挥发物中都可能存在,而并非是某种植物所特有。沈幼莲等(2009)的研究发现,一定剂量(每个诱芯加入 0.4 mg)的苯乙醛,能显著提高斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 性诱剂的引诱作用,但高剂量的苯乙醛则表现出强烈的抑制效果。

4.3 植物挥发物影响蛾类昆虫对性信息素行为反应机理

蛾类昆虫性信息素与植物挥发物协同使用在田间应用中取得了较为显著的效果,但也一直被广大学者认为是害虫综合治理研究的热点与难点,这主要是由于其作用机理方面的研究尚不

够深入。目前,关于植物挥发物影响蛾类昆虫对其性信息素行为反应的详细机理研究报道较少,现存在两种解释观点,一种是昆虫的生殖策略观点,另一种是从电生理角度为出发点来阐述的观点。

4.3.1 从昆虫生殖策略角度阐述的反应机理 多数蛾类昆虫的求偶、交配以及产卵等行为通常发生在寄主植物上或周围(Landolt and Phillips, 1997)。因而,Dickens 等(1993)认为,蛾类昆虫对寄主植物的趋性与对性信息素的趋性具有某种内在的联系,性信息素和寄主植物挥发物的混合气味不仅表明了异性的存在,也暗示了存在适宜的产卵场所.Reddy 等(2004)的研究推测,上述行为主要取决于昆虫的“最优交配机会策略”。

雄蛾的生殖策略 雄蛾通常在雌蛾的活动区域(寄主植物)搜寻配偶,使两性的相遇几率最大化,释放性信息素是其最为有效的手段(Thornhill and Alcock, 1983)。该理论认为雄蛾利用寄主植物挥发物定位到异性出没的范围后,再利用性信息素进行精确的异性搜索。Landolt (1997) 则猜测,雄蛾选择在寄主植物附近释放性信息素,是为了对雌蛾暗示资源的存在,有利于雌蛾在此处进行取食或产卵等行为,用以增加两性间的联系。另有学者指出,少数种类的雄蛾所释放性信息素能够模拟寄主植物的气味,用以吸引将要取食或产卵的雌蛾(Krebs and Dawkins, 1984; Phelan, 1992)。

雌蛾的生殖策略 雌蛾可通过寄主植物挥发物定位寄主以获取产卵场所。为了保证后代有适宜的生存空间以及合适的食料,雌蛾在未找到适宜寄主之前,往往会推迟其生殖行为。这主要表现为抑制性信息素的合成与释放,推迟或减少性信息素的释放,缩短交配期,以及减少交配次数,此类行为的最终目的均为推迟和减少产卵。相反,当适宜寄主的挥发物大量存在时,这种抑制作用则转变成强烈的促进作用。因此,在某种程度上可以认为植物挥发物是调控蛾类生殖行为的信号物质。这种现象在蛾类昆虫的生殖行为上普遍发生(Hendrikse and Vos-Bünnemeyer, 1987; Raina *et al.*, 1992)。

表 2 植物挥发物对蛾类昆虫性信息素抑制作用的实例 (自 2000 年)
Table 2 Examples of plant volatiles inhibiting the attraction of sex pheromones since 2000

虫名 Insect	植物挥发物 (干扰抑制剂) Plant volatiles (interfere inhibitor)	性信息素组分 Sex pheromone	参考文献 Reference
台湾樱小卷蛾 <i>Enarmosana formosana</i>	壬醛 Nonanal (±)- α -蒎烯 (±)- α -pinene	(E)-9-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (E)-9-dodecenyl acetate (Z)-9-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-dodecenyl acetate (Z)-7-十二烷醇乙酸酯 (Z)-7-decenyl acetate	McNair <i>et al.</i> , 2000
云杉球果小卷蛾 <i>Cydia strobilellea</i>	正己醛 Hexanal 壬醛 Nonanal 苯甲醛 Benzaldehyde 水杨醛 Salicylaldehyde 苯甲醇 Benzyl alcohol 邻甲氧基苯酚 Guaiacol (E)-7-甲基-1,6-二氧螺[4.5]癸烷 (E)-7-methyl-1,6-dioxaspiro[4.5]decane	(E)-8-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (E)-8-dodecenyl acetate	Bedard <i>et al.</i> , 2002
粉红天社蛾 <i>Thaumetopoea pityocampa</i>	水杨酸甲酯 Methyl salicylate	(Z)-13-十六碳烯-11-炔-1-醇 (Z)-13-hexadecen-11-yn-1-ol (E)-13-十六碳烯-11-炔-1-醇 (E)-13-hexadecen-11-yn-1-ol	Jactel <i>et al.</i> , 2011
草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	苯乙醛 Phenylacetaldehyde	(Z)-9-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-tetradecen-1-ol acetate (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecen-1-ol acetate (Z)-7-十二碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-7-dodecen-1-ol acetate	Meagher, 2001
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	苯乙醛 Phenylacetaldehyde (Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate	(Z)-11-十六碳醛 (Z)-11-hexadecenal (Z)-9-十六碳醛 (Z)-9-hexadecenal	Kvedaras <i>et al.</i> , 2007
棉贪夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i>	芳樟醇 Linalool	(Z,E)-9,11-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,11-tetradecadienyl acetate	Rouyar <i>et al.</i> , 2011
棉贪夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i>	芳樟醇 Linalool (Z)-3-己烯基乙酸酯 (Z)-3-hexenyl acetate	(Z,E)-9,11-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,11-tetradecadienyl acetate	Party <i>et al.</i> , 2013
棉贪夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i>	非寄主植物鸭嘴花和云杉的叶片 Freshly detached leaves from non-host plants <i>Adhatoda vasica</i> and spruce	十四烷醇乙酸酯 Tetradecyl acetate (Z)-9-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-9-tetradecenyl acetate (E)-11-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (E)-11-tetradecenyl acetate (Z)-11-十四碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-tetradecenyl acetate (Z,E)-9,12-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,12-tetradecadienyl acetate (Z,E)-9,11-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (Z,E)-9,11-tetradecadienyl acetate (E,E)-10,12-十四碳二烯-1-醇乙酸酯 (E,E)-10,12-tetradecadienyl acetate (Z)-11-十六碳烯-1-醇乙酸酯 (Z)-11-hexadecenyl acetate	Binyameen <i>et al.</i> , 2013

4.3.2 从昆虫电生理角度阐述的反应机理 蛾类昆虫对气味分子的识别主要靠周缘神经系统和脑部的高级中枢神经系统完成。通常依靠周缘神经系统的嗅觉受体细胞 (Olfactory receptor cells, ORCs) 接受气味信号, 产生的动作电位再传至脑部的第一级中枢触角叶 (Antennal lobe, AL) 进行编码、整合, 最后通过触-脑通道传导至嗅觉高级中枢, 产生嗅觉行为 (Hansson, 1995; Renou, 2014)。但是, 多数有关植物挥发物与蛾类性信息素作用关系的神经机理方面的研究, 仍停留在触角周缘神经系统的研究水平, 相关的深入研究仅处于起步阶段 (Party *et al.*, 2009; Rouyar *et al.*, 2011)。

蛾类昆虫的触角上存在着可编码不同信息素化合物的高度特异性神经元, 这些神经元对性信息素的反应可被植物挥发物协同增强 (Ochieng *et al.*, 2002)。例如, 芳樟醇和(Z)-3-己烯基乙酸酯能显著增强雄美洲棉铃虫 *H. zea* 嗅觉受体神经元对其性信息素组分的电生理反应 (Ochieng *et al.*, 2002)。用(Z)-3-己烯-1-醇与性信息素混合物刺激家蚕 *Bombyx mori* L. 时, 其触角中神经元的电生理响应值显著增强 (Namiki *et al.*, 2008)。进一步研究, 这样的增强作用可能与章鱼胺有关。章鱼胺由昆虫的分泌细胞产生并释放于血淋巴中, 可被神经元的突触小体吸收, 在昆虫体内具有神经激素、神经调质和神经递质的三重功能。研究发现, 一些与章鱼胺结构相似的植物挥发物, 可同嗅觉感受细胞上的章鱼胺受体相结合, 可提高该神经元的敏感性, 降低其对性信息素的反应阈值 (Dolzer *et al.*, 2001; 王振华等, 2008)。

相反, 当芳樟醇和其他的一些植物挥发物成分存在时, 可抑制棉贪夜蛾 *S. littoralis* 性信息素受体神经元 (Pheromone olfactory receptor neurons, Ph-ORNs) 的敏感性 (Party *et al.*, 2009)。用庚醛刺激小地老虎 *A. ipsilon* (Hufnagel) 不同交配状态下的雄蛾, 发现其嗅觉神经元和投射神经元对性信息素的反应活性均出现了不同程度的抑制 (Chaffiol *et al.*, 2012; Deisig *et al.*, 2012)。当植物挥发物(Z)-3-己烯-1-醇、异戊醇

乙酸酯、牻牛儿醇、芳樟醇和芳樟醇乙酸酯存在时, 能抑制烟芽夜蛾 *H. virescens* 雄蛾触角上嗅觉感受神经元中性信息素的感受活性 (Pregitzer *et al.*, 2012)。进一步的研究发现, 这种抑制作用, 可能是由于植物挥发物与神经元上的受体结合后, 降低了其对性信息素的感受活性 (Party *et al.*, 2009; Hillier and Vickers, 2010; Deisig *et al.*, 2012)。目前植物挥发物抑制蛾类昆虫对性信息素的反应机理可推测为两个假说, 即屏蔽假说和干扰假说。屏蔽假说强调气味背景的影响, 认为由于强烈的植物气味背景影响了蛾类昆虫对性信息素的识别, 干扰了嗅觉系统, 因而降低了对性信息素的感知强度。干扰假说认为昆虫具有有限的气味感知能力, 而植物气味的加入导致了昆虫感知能力的重新分配 (Parmentier *et al.*, 2008; Chan *et al.*, 2010)。

另外, 也有研究表明昆虫的一些行为测试和分子水平的观察结果是相反的, Chaffiol 等 (2012) 发现在行为测试中植物挥发物对小地老虎 *A. ipsilon* 性信息素具有显著的增效作用, 但在分子水平观察周缘神经系统则发现植物挥发物对神经元表现出一定的抑制效果, 因而推测这与中枢神经系统可能对周缘神经系统所传导的信息具有改造或重塑的作用相关。

5 结语

在自然界中, 蛾类昆虫的多种行为过程与植物挥发物密切相关, 其中, 植物挥发物对其性信息素的影响尤为重要, 这关系到种群能否顺利延续。这种影响表现为雄虫策略 (为了准确搜寻到雌虫) 和雌虫策略 (为了获得适宜的寄主进行取食和产卵行为)。基于这种策略, 将性信息素与植物挥发物混合使用成为蛾类害虫综合防治的新思路。目前, 这种新型引诱剂尚未在蛾类害虫的防治中大面积的推广应用, 但是大量田间小面积实验已表明, 该研究具有十分明显的应用前景。

目前, 国内外关于此方面的研究仍处于起步阶段, 尚存在以下问题: 1) 究竟是由于植物挥发物的存在刺激了昆虫性信息素的释放, 还是由于植物挥发物的存在加强了性信息素的引诱活

性, 目前尚未有明确的定论。2) 从近年来的文献来看, 研究气味信息在昆虫神经系统的传导机制多在神经系统的信号检测水平, 而占据重要地位的信息整合水平尚未进一步的分析。例如在昆虫大脑中观察感觉信号是如何表现为运动输出模式和行为模式仍未揭示。3) 近两年已有学者提出研究机制时为了模拟自然的状态, 要考虑空间和时间的问题 (Party *et al.*, 2013), 已有一些研究成果, 获得了具有真实感的气味流物理结构图, 设想利用人造的鼻子和机器人在时间维度上更精确的观察神经网络如何处理传入的复杂的感觉信号, 但目前的研究尚没有明确的结论, 需要进一步的深入研究。4) 从实际应用的角度来看, 目前的应用仍存在许多的问题和难点: 首先, 室内条件与田间环境之间存在较大的差异, 影响了实验结果在田间的顺利应用。因而, 今后的实验应当更加真实的模拟自然环境, 以减少由室内、外差异而引起的应用阻力。其次, 植物挥发物的挥发性太强, 且与周围植物背景相竞争, 因此鉴定出对害虫有引诱作用的精确比例尚有困难。需要进一步确定最佳化合物浓度、配比及最佳剂量。此外, 性信息素在性腺中提取的量非常少, 而人工合成的成本又较高, 造成低效能的田间应用。已有研究者从可再生资源中找到某种前体物质来合成昆虫信息素 (Olagbemiro *et al.*, 2004; 苏茂文和张钟宁, 2007), 来克服成本高的问题, 但是目前成功的例子还很少, 需要进一步的探索与研究。虽然研究中存在如此多的问题, 但是随着研究和实践的不断探索, 植物挥发物和蛾类性信息素的联合应用会越来越广泛。

参考文献 (References)

- Baker TC, 1989. Origin of courtship and sex pheromones of the oriental fruit moth and a discussion of the role of phytochemicals in the evolution of lepidopteran male scents//Chou CH, Waller GR (eds). *Phytochemical Ecology: Allelochemicals, Mycotoxins and Insect Pheromones and Allomones*. Taipei, China: Academia Sinica Monograph Series, 9: 401–418.
- Baker TC, Nishida R, Roelofs WL, 1981. Close-range attraction of female oriental fruit moths to herbal scent of male hairpencils. *Science*, 214(4527): 1359–1361.
- Barrozo RB, Gadenne C, Anton S, 2010. Switching attraction to inhibition: mating-induced reversed role of sex pheromone in an insect. *The Journal of Experimental Biology*, 213(17): 2933–2939.
- Bedard C, Gries R, Gries G, Bennett R, 2002. *Cydia strobilella* (Lepidoptera: Tortricidae): antennal and behavioral responses to host and nonhost volatiles. *The Canadian Entomologist*, 134(6): 793–804.
- Binyameen M, Hussain A, Yousefi F, Birgersson G, Schlyter F, 2013. Modulation of reproductive behaviors by non-host volatiles in the polyphagous Egyptian cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*, 39(10): 1273–1283.
- Brown ES, Dewhurst CF, 1975. The genus *Spodoptera* (Lepidoptera, Noctuidae) in Africa and the Near East. *Bulletin of Entomological Research*, 65(2): 221–262.
- Chaffiol A, Kropf J, Barrozo RB, Gadenne C, Rospars JP, Anton S, 2012. Plant odour stimuli reshape pheromonal representation in neurons of the antennal lobe macroglomerular complex of a male moth. *The Journal of Experimental Biology*, 215(10): 1670–1680.
- Chan AAYH, David Stahlman W, Garlick D, Fast CD, Blumstein DT, Blaisdell AP, 2010. Increased amplitude and duration of acoustic stimuli enhance distraction. *Animal Behaviour*, 80(6): 1075–1079.
- Conner WE, Roach B, Benedict E, Meinwald J, Eisner T, 1990. Courtship pheromone production and body size as correlates of larval diet in males of the arctiid moth, *Utetheisa ornatrix*. *Journal of Chemical Ecology*, 16(2): 543–552.
- Dai JQ, Deng JY, Du JW, 2008. Development of bisexual attractants for diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) based on sex pheromone and host volatiles. *Applied Entomology and Zoology*, 43(4): 631–638.
- De Bruyne M, Baker TC, 2008. Odor detection in insects: volatile codes. *Journal of Chemical Ecology*, 34(7): 882–897.
- De Kramer JJ, Neumann U, Klein U, Meiwald M, Krieg W, 2002. Terpenes for reducing the effect of pheromone on Lepidoptera: U.S. Patent 6,475,479. 2002-11-5.
- Deisig N, Kropf J, Vitecek S, Pevergne D, Rouyar A, Sandoz JC, Barrozo R, 2012. Differential interactions of sex pheromone and plant odour in the olfactory pathway of a male moth. *PLoS ONE*, 7(3): e33159.
- Deng JY, Huang YP, Wei HY, Du JW, 2004a. EAG and behavioral responses of *Helicoverpa armigera* males to volatiles from poplar leaves and their combinations with sex pheromone. *Journal of Zhejiang University Science*, 5(12): 1577–1582.
- Deng JY, Wei HY, Huang YP, Du JW, 2004b. Enhancement of attraction to sex pheromones of *Spodoptera exigua* by volatile compounds produced by host plants. *Journal of Chemical Ecology*, 30(10): 2037–2045.

- Dicke M, Sabelis MW, 1992. Costs and benefits of chemical information conveyance: proximate and ultimate factors// Roitberg BD, Isman MB (eds.). *Insect Chemical Ecology: An Evolutionary Approach*. New York: Chapman & Hall. 122–155.
- Dickens JC, Jang EB, Light DM, Alford AR, 1990. Enhancement of insect pheromone responses by green leaf volatiles. *Naturwissenschaften*, 77(1): 29–31.
- Dickens JC, Smith JW, Light DM, 1993. Green leaf volatiles enhance sex attractant pheromone of the tobacco budworm, *Heliothis virescens* (Lep.: Noctuidae). *Chemoecology*, 4(3/4): 175–177.
- Dickens JC, 1989. Green leaf volatiles enhance aggregation pheromone of boll weevil, *Anthonomus grandis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 52(3): 191–203.
- Dolzer JAN, Krannich S, Fischer K, Stengl M, 2001. Oscillations of the transepithelial potential of moth olfactory sensilla are influenced by octopamine and serotonin. *The Journal of Experimental Biology*, 204(16): 2781–2794.
- Du JW, 2001. Plant-insect chemical communication and its behavior control. *Acta Photophysiological Sinica*, 27(3): 193–200. [杜家纬, 2001. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. *植物生理学报*, 27(3): 193–200.]
- Du YJ, Yan FS, 1994. The role of plant volatiles in tritrophic interactions among phytophagous insects, their host plants and natural enemies. *Acta Entomologica Sinica*, 37(2): 233–250. [杜永均, 严福顺, 1994. 植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄生植物和昆虫天敌关系中的作用机理. *昆虫学报*, 37(2): 233–250.]
- Edgar JA, Boppré M, Kaufmann E, 2007. Insect-synthesised retronecine ester alkaloids: precursors of the common arctiine (Lepidoptera) pheromone hydroxydanaidal. *Journal of Chemical Ecology*, 33(12): 2266–2280.
- Eisner T, Meinwald J, 1987. Alkaloid derived pheromones and sexual selection in Lepidoptera//Prestwich GD, Blomquist GJ (eds.). *Pheromone Biochemistry*. Orlando: Academic. 251–269.
- Fang YL, Zhang ZN, 2002. Influence of host plant volatile components on oviposition behavior and sex pheromone attractiveness to *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 63–67. [方宇凌, 张钟宁, 2002. 植物气味化合物对棉铃虫产卵及田间诱蛾的影响. *昆虫学报*, 45(1): 63–67.]
- Hansson BS, 1995. Olfaction in lepidoptera. *Experientia*, 51(11): 1003–1027.
- Hendrikse ANS, Vos-Bünnemeyer E, 1987. Role of host-plant stimuli in sexual behaviour of small ermine moths (*Yponomeuta*). *Ecological Entomology*, 12(4): 363–371.
- Hillier NK, Vickers NJ, 2011. Mixture interactions in moth olfactory physiology: examining the effects of odorant mixture, concentration, distal stimulation, and antennal nerve transection on sensillar responses. *Chemical Senses*, 36(1): 93–108.
- Jactel H, Birgersson G, Andersson S, Schlyter F, 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*, 166(3): 703–711.
- Knight AL, Hilton R, Light DM, 2005. Monitoring codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in apple with blends of ethyl (*E*, *Z*)-2, 4-decadienoate and codlemone. *Environmental Entomology*, 34(3): 598–603.
- Krasnoff SB, Yager DD, 1988. Acoustic response to a pheromonal cue in the arctiid moth *Pyrharctia isabella*. *Physiological Entomology*, 13(4): 433–440.
- Krebs JR, Dawkins R, 1984. Animal signals: mind reading and manipulation//Krebs JR, Davies NB (eds.). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell. 380–402.
- Kutinkova H, Subchev M, Light D, Lingren B, 2005. Interactive effects of ethyl (2*E*, 4*Z*)-2, 4-decadienoate and sex pheromone lures to codling moth: apple orchard investigations in Bulgaria. *Journal of Plant Protection Research*, 45(1): 49–52.
- Kvedaras OL, Del Socorro AP, Gregg PC, 2007. Effects of phenylacetaldehyde and (*Z*)-3-hexenyl acetate on male response to synthetic sex pheromone in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Australian Journal of Entomology*, 46(3): 224–230.
- Landolt PJ, Heath RR, Millar JG, Davis-Hernandez KM, Dueben BD, Ward KE, 1994. Effects of host plant, *Gossypium hirsutum* L., on sexual attraction of cabbage looper moths, *Trichoplusia ni* (Hübner)(Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(11): 2959–2974.
- Landolt PJ, Heath RR, 1990. Sexual role reversal in mate-finding strategies of the cabbage looper moth. *Science*, 249(4972): 1026–1028.
- Landolt PJ, Phillips TW, 1997. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 42: 371–391.
- Landolt PJ, Reed HALC, Heath RR, 1992. Attraction of female papaya fruit fly (Diptera: Tephritidae) to male pheromone and host fruit. *Environmental Entomology*, 21(5): 1154–1159.
- Landolt PJ, 1997. Sex attractant and aggregation pheromones of male phytophagous insects. *American Entomologist*, 43(1): 12–22.
- Li PY, Zhu JW, Qin YC, 2012. Enhanced attraction of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to pheromone-baited traps with the addition of green leaf volatiles. *Journal of Economic Entomology*, 105(4): 1149–1156.

- Li YY, Wang J, Yuan GH, Guo XR, Li HL, Li WZ, 2014. Semiochemical parsimony of two key floral volatiles to *Helicoverpa armigera*. *Chinese Journal of Ecology*, 33(2): 340–345. [李洋洋, 王珏, 原国辉, 郭线茹, 李慧玲, 李为争, 2014. 两种关键花香挥发物对棉铃虫的信息多义性. 生态学杂志, 33(2): 340–345.]
- Light DM, Flath RA, Buttery RG, Zalom FG, Rice RE, Dickens JC, Jang EB, 1993. Host-plant green-leaf volatiles synergize the synthetic sex pheromones of the corn earworm and codling moth (Lepidoptera). *Chemoecology*, 4(3/4): 145–152.
- Light DM, Knight AL, Henrick CA, Rajapaska D, Lingren B, Dickens JC, Campbell BC, 2001. A pear-derived kairomone with pheromonal potency that attracts male and female codling moth, *Cydia pomonella* (L.). *Naturwissenschaften*, 88(8): 333–338.
- McNair C, Gries G, Gries R, 2000. Cherry bark tortrix, *Enarmonia formosana*: olfactory recognition of and behavioral deterrence by nonhost angio- and gymnosperm volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 26(4): 809–821.
- McNeil JN, Delisle J, 1989. Host plant pollen influences calling behavior and ovarian development of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum*. *Oecologia*, 80(2): 201–205.
- Meagher Jr RL, 2001. Trapping fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) adults in traps baited with pheromone and a synthetic floral volatile compound. *Florida Entomologist*, 84(2): 288–292.
- Minoli S, Kauer I, Colson V, Party V, Renou M, Anderson P, Anton S, 2012. Brief exposure to sensory cues elicits stimulus-nonspecific general sensitization in an insect. *PLoS ONE*, 7(3): e34141.
- Namiki S, Iwabuchi S, Kanzaki R, 2008. Representation of a mixture of pheromone and host plant odor by antennal lobe projection neurons of the silkworm *Bombyx mori*. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(5): 501–515.
- Nishida R, 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 47: 57–92.
- Ochieng S, Park K, Baker T, 2002. Host plant volatiles synergize responses of sex pheromone-specific olfactory receptor neurons in male *Helicoverpa zea*. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(4): 325–333.
- Olagbemiro TO, Birkett MA, Mordue 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.
- Parmentier FBR, Elford G, Escera C, Andrés P, Miguel IS, 2008. The cognitive locus of distraction by acoustic novelty in the cross-modal oddball task. *Cognition*, 106(1): 408–432.
- Party V, Hanot C, Büsser DS, Rochat D, Renou M, 2013. Changes in odor background affect the locomotory response to pheromone in moths. *PLoS ONE*, 8(1): e52897.
- Party V, Hanot C, Said I, Rochat D, Renou M, 2009. Plant terpenes affect intensity and temporal parameters of pheromone detection in a moth. *Chemical Senses*, 34(9): 763–774.
- Phelan PL, 1992. Evolution of sex pheromones and the role of asymmetric tracking//Roitberg BD, Ismam MB (eds.). *Insect Chemical Ecology: an evolutionary approach*. New York: Chapman & Hall. 265–314.
- Pickett JA, Smiley DWM, Woodcock CM, 1999. Secondary metabolites in plant-insect interactions: dynamic systems of induced and adaptive responses. *Advances in Botanical Research*, 30: 91–115.
- Pittendrigh BR, Pivnick KA, 1993. Effects of a host plant, *Brassica juncea*, on calling behaviour and egg maturation in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 68(2): 117–126.
- Pregitzer P, Schubert M, Breer H, Hansson BS, Sachse S, Krieger J, 2012. Plant odorants interfere with detection of sex pheromone signals by male *Heliothis virescens*. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 6: 42.
- Qin JD, 1987. Insect and Plant-The Evolution and Interaction of Insect and Plant. Beijing: Science Press. 70–74, 119–126. [钦俊德, 1987. 昆虫与植物的关系: 论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京: 科学出版社. 70–74, 119–126.]
- Raina AK, Jackson MD, Severson RF, 1997. Increased pheromone production in wild tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae) exposed to host plants and host chemicals. *Environmental Entomology*, 26(1): 101–105.
- Raina AK, Kingan TG, Mattoo AK, 1992. Chemical signals from host plant and sexual behavior in a moth. *Science*, 255(5044): 592–594.
- Raina AK, 1988. Selected factors influencing neurohormonal regulation of sex pheromone production in *Heliothis* species. *Journal of Chemical Ecology*, 14(11): 2063–2069.
- Reddy GVP, Guerrero A, 2000. Behavioral responses of the diamondback moth, *Plutella xylostella*, to green leaf volatiles of *Brassica oleracea* Subsp. *capitata*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48(12): 6025–6029.
- Reddy GVP, Guerrero A, 2004. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in Plant Science*, 9(5): 253–261.
- Reddy GVP, Tabone E, Smith MT, 2004. Mediation of host selection and oviposition behavior in the diamondback moth *Plutella xylostella* and its predator *Chrysoperla carnea* by chemical cues

- from cole crops. *Biological Control*, 29(2): 270–277.
- Renou M, 2014. Pheromones and general odor perception in insects//Mucignat-Caretta C (ed.). *Neurobiology of Chemical Communication*. Boca Raton : CRC Press. 23–56.
- Riddiford LM, Williams CM, 1967. Volatile principle from oak leaves: role in sex life of the polyphemus moth. *Science*, 155(3762): 589–590.
- Riddiford LM, 1967. *Trans*-2-hexenal: mating stimulant for polyphemus moths. *Science*, 158(3797): 139–141.
- Rouyar A, Party V, Prešern J, Blejec A, Renou M, 2011. A general odorant background affects the coding of pheromone stimulus intermittency in specialist olfactory receptor neurones. *PLoS ONE*, 6(10): e26443.
- Sadek MM, Anderson P, 2007. Modulation of reproductive behaviour of *Spodoptera littoralis* by host and non-host plant leaves. *Basic and Applied Ecology*, 8(5): 444–452.
- Schmura D, Guerin PM, 2012. Plant volatile compounds shorten reaction time and enhance attraction of the codling moth (*Cydia pomonella*) to codlemone. *Pest Management Science*, 68(3): 454–461.
- Schmidt-Büsser D, von Arx M, Guerin PM, 2009. Host plant volatiles serve to increase the response of male European grape berry moths, *Eupoecilia ambiguella*, to their sex pheromone. *Journal of Comparative Physiology A*, 195(9): 853–864.
- Schoonhoven LM, Van Loon JJA, Dicke M, 2005. *Insect-Plant Biology*. Oxford: Oxford University Press. 5–28.
- Shen YL, Gao Y, Du YJ, 2009. The synergism of plant volatile compounds and sex pheromones of the tobacco cutworm moth, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 52(12): 1290–1297. [沈幼莲, 高扬, 杜永均, 2009. 植物气味化合物与斜纹夜蛾性信息素的协同作用. 昆虫学报, 52(12): 1290–1297.]
- Shorey HH, 1973. Behavioral responses to insect pheromones. *Annual Review of Entomology*, 18: 349–380.
- Su MW, Zhang ZN, 2007. Development of application for insects semiochemicals. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(4): 477–485. [苏茂文, 张钟宁, 2007. 昆虫信息化学物质的应用进展. 昆虫知识, 44(4): 477–485.]
- Thornhill R, Alcock J, 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 473–523.
- Varela N, Avilla J, Anton S, Gemenio C, 2011. Synergism of pheromone and host-plant volatile blends in the attraction of *Grapholita molesta* males. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141(2): 114–122.
- von Arx M, Schmidt-Büsser D, Guerin PM, 2012. Plant volatiles enhance behavioral responses of grapevine moth males, *Lobesia botrana* to sex pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 38(2): 222–225.
- Wang ZH, Zhao H, Li JF, Zeng XD, Chen JJ, Feng HL, Xu JW, 2008. Synergism of plant volatiles to insect pheromones and related mechanisms. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19(11): 2533–2537. [王振华, 赵晖, 李金甫, 曾宪东, 陈建军, 冯汉利, 徐家文, 2008. 植物源挥发物对昆虫信息素的增效作用及其增效机制. 应用生态学报, 19(11): 2533–2537.]
- Yang ZH, Bengtsson M, Witzgall P, 2004. Host plant volatiles synergize response to sex pheromone in codling moth, *Cydia pomonella*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(3): 619–629.
- Yang ZH, Casado D, Ioriatti C, Bengtsson M, Witzgall P, 2005. Pheromone pre-exposure and mating modulate codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) response to host plant volatiles. *Agricultural and Forest Entomology*, 7(3): 231–236.
- Zhang QH, Schlyter F, 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 6(1): 1–20.