

飞蝗对两种禾本科植物挥发物的 触角电位和行为反应*

刘永梅^{1,2**} 李瑞莹^{1,2} 张学尧¹ 张建珍¹ 马恩波¹ 吴海花^{1***}

(1. 山西大学应用生物研究所, 太原 030006; 2. 山西大学生命科学学院, 太原 030006)

摘要 【目的】检测飞蝗对2种禾本科植物挥发物——癸醛和芳樟醇的触角电位及行为反应, 为了解飞蝗的嗅觉机制提供依据。【方法】首先, 使用触角电位仪检测飞蝗4龄若虫对癸醛和芳樟醇4个剂量的触角电位反应。其次, 使用嗅觉行为仪检测正常条件下4龄飞蝗对癸醛和芳樟醇不同剂量的行为反应。最后, 采用嗅觉行为仪检测饥饿和饱食状态下的虫体对癸醛和芳樟醇的行为反应。【结果】4龄飞蝗对癸醛和芳樟醇的EAG值随着剂量增加呈先升高后降低的趋势, 均在500 μg 达到最高值, 且在该剂量下, 雌雄虫之间的EAG值存在显著差异。正常条件下, 1 000 μg 芳樟醇对飞蝗雌雄虫均有显著的引诱作用, 1 500 μg 癸醛和芳樟醇显著引诱雄虫, 500 μg 癸醛显著引诱雌虫。经饥饿处理后, 雌虫被500 μg 和1 000 μg 癸醛显著引诱, 雄虫被250 μg 癸醛显著引诱, 雌雄虫均被500 μg 的芳樟醇显著引诱。经过饱食处理后, 250 μg 和500 μg 的芳樟醇显著引诱雌虫。芳樟醇对饥饿状态下飞蝗雄虫的引诱率均高于饱食状态, 在500 μg 时, 引诱率存在显著差异。【结论】飞蝗对这2种植物挥发物的触角电位反应存在剂量效应, 雌雄虫触角电位在最佳剂量下存在显著差异。不同剂量的癸醛和芳樟醇可对飞蝗产生不同的引诱效果, 饥饿状态下的虫体更易被芳樟醇所吸引。

关键词 癸醛; 芳樟醇; 触角电位; 行为反应; 饥饿; 饱食

Electroantennogram and behavioral responses of *Locusta migratoria* to two graminaceous plant volatiles

LIU Yong-Mei^{1,2**} LI Rui-Ying^{1,2} ZHANG Xue-Yao¹
ZHANG Jian-Zhen¹ MA En-Bo¹ WU Hai-Hua^{1***}

(1. Institute of Applied Biology, Shanxi University, Taiyuan 030006, China;

2. College of Life Sciences, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract [Objectives] To determine the electroantennogram (EAG) and behavioral responses of *Locusta migratoria* to 2 graminaceous plant volatiles (decanal and linalool) and thereby contribute to understanding the olfactory mechanisms of the locusts. [Methods] The EAG responses of 4th-instar nymphs to four different dosages of decanal and linalool were investigated using electroantennography and the behavioral responses of the locusts under normal conditions to four different dosages of decanal and linalool were determined with an olfactometer. The effects of decanal and linalool on the behavioral responses of food deprived and satiated locusts were also investigated. [Results] EAG response tended to first increase, then decrease, with increasing dosages of decanal and linalool up to a maximum of 500 μg . There were significant differences in the EAG responses of female and male locusts to this dosage. Under normal conditions, 1 000 μg of linalool was significantly attractive to both sexes. Male and female locusts were significantly attracted by 1 500 μg of decanal and linalool and 500 μg of decanal, respectively. Food deprived, females were significantly attracted by 500 and 1 000 μg of decanal whereas food

*资助项目 Supported projects: 山西省自然科学基金 (201701D121098); 国家自然科学基金 (31872010); 国家自然科学基金重大国际 (地区) 合作研究项目 (31320103921)

**第一作者 First author, E-mail: 1757801268@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wuhaihua04@163.com

收稿日期 Received: 2019-08-27; 接受日期 Accepted: 2019-12-22

deprived males were significantly attracted by 250 μg of decanal. Five hundred micrograms of linalool significantly attracted both sexes. Satiated female locusts were significantly attracted by 250 and 500 μg of linalool. Linalool was more attractive to males that had been food-deprived than satiated males. Significantly more food-deprived locusts were attracted by 500 μg of linalool than satiated locusts. **[Conclusion]** The EAG responses of the locusts to 2 plant volatiles were dose-dependent and differed significantly between the sexes at the optimum dose. Different dosages of decanal and linalool elicited different behavioral responses. Food-deprived locusts were more attracted by linalool than satiated locusts.

Key words decanal; linalool; electroantennogram (EAG); behavioral response; starvation; satiety

昆虫在长期的自然选择过程中进化出了极其复杂和精确灵敏的化学感受系统,可对周围环境信号作出准确的反应,如寻找食物、配偶、搜寻产卵和生殖场所、躲避天敌等行为(Suh *et al.*, 2014)。在长期的进化过程中,植食性昆虫与植物间形成了协同进化的生存模式,植食性昆虫具有特定的取食范围。选择性地取食植物,即使植食性昆虫获得充足的营养和能量,保证正常生长发育和繁殖,也避免其遭受有毒食物的毒害(杜永均和严福顺, 1994)。植物挥发性次生物质在植食性昆虫寻找和选择食物行为中起着重要的作用,而昆虫的嗅觉感受系统在识别植物释放的气味物质中发挥着关键作用。触角是昆虫重要的嗅觉器官,遍布各种嗅觉感器,可接受环境中的各种气味信号,从而作出相应的行为反应。

飞蝗 *Locusta migratoria* 属于直翅目(Orthoptera)蝗总科(Acridoidea)斑翅蝗科(Oedipodidae),除南极洲外,在全球范围内均有分布。飞蝗属杂食性害虫,尤其喜食禾本科和莎草科植物,如玉米、高粱、小麦、水稻、粟等粮食作物。飞蝗若虫和成虫咬食植物的叶片和茎秆,对农作物造成严重危害。飞蝗具有群集性和迁飞性,一旦暴发,可成群聚集迁飞为害,对农业生产带来极为严重的经济损失(Hassanali *et al.*, 2005)。

飞蝗虽为杂食性害虫,但对植物仍具有高度的选择性。钦俊德等(1957)对东亚飞蝗的食性研究时发现,在自然情况下,东亚飞蝗对植物是有选择性的。这种现象在幼龄蝗蝻中尤为显著,且其食性具有“向禾本科植物特化的趋势”。植物释放的气味物质可引起飞蝗嗅觉和味觉反应,决定飞蝗对食物的选择特性。康乐和 Hopkinsi (2004)发现寄主植物的单一挥发物,如反-3-

己醇、顺-3-己醇、反-3-己烯基乙酸酯、顺-2-己醛和己醛对黑蝗 *Melanoplus sanguinipes* 有明显的引诱作用。李思翰等(2017)报道了飞蝗对寄主植物和非寄主植物挥发物均产生了显著的触角电位反应,寄主植物挥发物 1-辛烯-3-醇可引诱饥饿状态下的蝗蝻,饥饿状态下的蝗蝻对非寄主植物挥发物庚醇产生了驱避反应。王鹏(2019)研究了飞蝗对寄主和非寄主植物挥发物单一浓度的触角电位和行为反应。植物释放的挥发物由多种成分组成,不同的组分对昆虫嗅觉器官的刺激存在差异,同一组分的不同剂量也会对飞蝗产生不同的刺激作用。

芳樟醇,属于链状萜烯醇类,是禾本科植物挥发物中单萜类的一种,具有铃兰香气。癸醛属于十碳醛,是禾本科植物挥发物中脂肪族化合物的一种。癸醛和芳樟醇对食草动物有防御、调控的作用(Yadav *et al.*, 2010)。Li 等(2016)研究发现飞蝗对这两种植物挥发物产生较大的电生理反应,但是,飞蝗对这两种挥发物的行为反应未见报道。因此,参照 Li 等(2016)的研究,本实验设计了 4 个剂量(250、500、1 000 和 1 500 μg),采用触角电位仪及 Y 型嗅觉仪,测定不同性别飞蝗若虫对不同剂量的癸醛和芳樟醇 2 种禾本科植物挥发物的电生理反应以及行为选择反应,以及饥饿和饱食状态下 4 龄飞蝗若虫对这 2 种挥发物的行为选择反应,为飞蝗嗅觉感受系统在寄主植物挥发物识别中的作用机制研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

虫源:供试虫卵购买于河北省沧州市,在温

度 (30 ± 1) , 相对湿度 60%-75% 的条件下进行孵化。蝗虫孵化后转移至纱笼中, 每天饲喂新鲜的小麦苗, 在 L:D=14:10 光周期条件下培养。选取健康、活力良好的 4 龄若虫进行实验。

供试化合物: 芳樟醇、癸醛 2 种化合物均购自于 Sigma-Aldrich 上海贸易有限公司。纯度大于 98%。溶剂及空白对照: 矿物油, 购于北京索莱宝有限公司。

仪器: 触角电位仪 (荷兰 Syntech 公司), 包括 IDAC-2 信号采集控制器、触角固定器、CS-55 刺激气流控制器、EAG 信号记录分析软件。嗅觉行为仪 (自制): 气体采样仪进气口用软胶管与 Y 形管连接, Y 形管的两端各接一个味源瓶, 味源瓶分别接一个玻璃转子流量计 (用于测定气体流量), 再用 T 形玻璃管接到含有蒸馏水的瓶子上, 最后接一个装有活性炭的瓶子 (用于净化空气)。Y 形管公共臂长 15 cm, 供选择的臂长 17 cm。QC-1B 型气体采样仪购于北京市科安劳保新技术公司, 玻璃转子流量计购于常州双环热工仪表有限公司。

1.2 方法

1.2.1 触角电位实验 第一步: 将飞蝗 4 龄若虫的触角用剪刀从根部剪下, 用锋利的手术刀将端部切去一小截, 从触角电位仪取下电极, 电极两端蘸取少许 Spectra 360 电极胶将触角固定, 端部与参比电极相连, 顶端与记录电极相连, 将粘有触角的电极接到触角电位仪上。第二步: 将大小合适的干净滤纸条塞进巴斯德管中, 用移液器加入 10 μL 溶于矿物油的植物挥发物溶液 (浓度分别是 25、50、100 和 150 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) 或矿物油于滤纸上。固定好整个装置, 待呈现的信号稳定后开始测定。该实验的通气流量为 150 mL/min, 每间隔 1 min 刺激 1 次, 以恢复触角的活性。

1.2.2 嗅觉行为实验 将 4 龄若虫分为正常条件、饥饿 24 h 和饱食 3 种处理, 每一种处理选取 10 头蝗虫, 进行 3 个生物学重复。选取健康、活力良好的虫体进行实验。实验在室温、通风良好的条件下进行。预先将嗅觉行为仪安装好, 在 2 个味源瓶中放置同样大小的滤纸条, 用移液器将含植物挥发物的溶液 (浓度分别是 12.5、25、

50、100 和 150 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) 和矿物油分别滴到 2 个味源瓶中的滤纸条上。将蝗虫放在 Y 形管的公共臂出口, 密封整个系统, 气流以 150 mL/min 通过, 以 5 min 记时。若虫体爬到通有植物挥发物支臂的 1/3 以上且停留时间超过 1 min, 即认定为该植物挥发物对虫体具有引诱作用。若虫体爬到通有矿物油支臂的 1/3 以上且停留时间超过 1 min, 即认定为该植物挥发物对虫体具有驱避作用。若虫体在公共臂停留时间达 5 min, 即认定为虫体不作选择。

1.3 统计方法

采用 SPSS 软件分析触角电位和行为数据, 以 *t*-检验分析雌雄虫间 EAG 值及引诱或驱避行为的差异显著性, 以 SPSS 中 Tukey's 进行不同剂量 EAG 的多重比较。采用 Sigmaplot 作图。

触角电位 (EAG) 值 = 待测样品值 -

$$\frac{\text{第一次空白对照值} + \text{第二次空白对照值}}{2},$$

行为反应计算值: 引诱率 (%) = 引诱数/10 头, 驱避率 (%) = 驱避数/10 头。

2 结果与分析

2.1 飞蝗 4 龄若虫对癸醛和芳樟醇的触角电位反应

如图 1 所示, 在 250、500、1 000 和 1 500 μg 4 个不同剂量的癸醛浓度处理后, 雌虫对癸醛的 EAG 值呈先升高后降低的趋势。在 500 μg 时, 雌虫的 EAG 值达到最高, 且显著高于 1 500 μg 时的 EAG 值。随着癸醛浓度的增加, EAG 值逐渐降低。而雄虫在不同剂量的癸醛浓度处理后, EAG 值无显著差异 ($P=0.116\ 9$ 、 $0.116\ 3$ 、 $0.091\ 2$ 、 $0.096\ 7$)。在 500 μg 剂量下, 雌雄虫的 EAG 值呈显著差异 ($P=0.043\ 3$)。结果表明, 癸醛能引起飞蝗 4 龄若虫最大触角电位反应的最佳剂量是 500 μg , 高于 500 μg 剂量, EAG 值不再增加。

如图 2 所示, 在 250、500、1 000 和 1 500 μg 4 个不同剂量处理后, 飞蝗 4 龄雌雄虫对芳樟醇的 EAG 值均呈现先升高后降低的趋势, 雌虫的

EAG 值在 500 μg 时达到最高,且显著高于 250 μg 和 1 500 μg 剂量处理。雄虫的 EAG 值在 500 μg 和 1 000 μg 时达到最高,显著高于 250 μg 剂量处理。在 500 μg 剂量下雌虫的 EAG 值显著高于雄虫。结果表明,虫体对 500 μg 的芳樟醇有最高的触角电位反应。

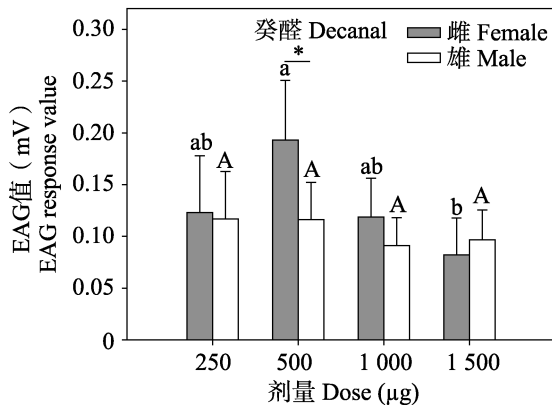


图 1 飞蝗 4 龄雌雄虫对癸醛的触角电位反应
Fig. 1 EAG responses of the 4th-instar female and male *Locusta migratoria* to decanal

*代表同一剂量下雌雄虫触角电位存在显著差异 ($0.01 < P < 0.05$), 柱上标有不同小写字母表示不同剂量下雌虫触角电位存在显著差异 ($P < 0.05$), 柱上标有不同大写字母表示不同剂量下雄虫触角电位存在显著差异 ($P < 0.05$)。图 2 同。
* indicates significant difference in EAG responses between the female and male locusts at the same dose at 0.01 and 0.05 level. Histograms with the different lowercase letters indicate significant difference among the different dose of the volatiles in EAG responses of the female locusts at 0.05 level, while with the different capital letters indicate extremely significant difference among the different dose of the volatiles in EAG responses of the male locusts at 0.05 level. The same as Fig. 2.

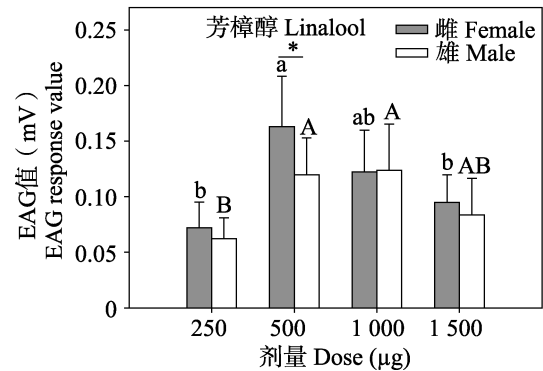


图 2 飞蝗 4 龄雌雄虫对芳樟醇的触角电位反应
Fig. 2 EAG responses of the 4th-instar female and male *Locusta migratoria* to linalool

2.2 飞蝗 4 龄若虫对癸醛和芳樟醇的行为反应

如表 1 所示,在正常条件下,飞蝗 4 龄雄虫可被 1 500 μg 癸醛显著引诱,引诱率为 50%,而雌虫则未被显著引诱。在 1 000 μg 剂量下,雌雄虫的引诱率均较低,分别为 29%和 33%。在 500 μg 剂量下,雌虫被癸醛显著引诱,引诱率达 54%,雄虫则未被显著引诱。在 250 μg 剂量下,雌雄虫的引诱率较低,分别为 29%和 38%。由此可见,不同剂量的癸醛对飞蝗 4 龄雌雄虫产生不同的引诱效果。

如表 2 所示,在正常条件下,最高剂量的芳樟醇可显著引诱 4 龄雄虫,引诱率高达 58%,对雌虫的引诱率低于雄虫,为 42%。雌雄虫均可被 1 000 μg 芳樟醇显著引诱,引诱率分别为 50%和 46%。在 500 μg 和 250 μg 两个低剂量下,雌雄虫的引诱率均稳定在 30%到 40%范围内,引诱率低于 1 500 μg 和 1 000 μg 高剂量的。由此可见,高剂量芳樟醇对飞蝗 4 龄雌雄虫引诱率较高。

表 1 飞蝗 4 龄雌雄虫对癸醛的行为反应

Table 1 Behavioral responses of the 4th-instar female and male *Locusta migratoria* to decanal

植物挥发物 Plant volatiles	剂量 (μg) Doses	驱避率 (%) Repellent rate (%)		引诱率 (%) Attracting rate (%)		P 值 P value	
		雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male
癸醛 Decanal	1 500	42	19	33	50	0.230 1	0.037 7
	1 000	38	46	29	33	0.116 1	0.250 8
	500	33	42	54	42	0.024 1	1.000 0
	250	42	46	29	38	0.348 6	0.491 7

0.01 < P < 0.05 为雌虫或雄虫引诱率和驱避率存在显著差异。下表同。

There is significant difference between the attracting rate and the repellent rate of female or male (0.01 < P < 0.05). The same below.

表 2 飞蝗 4 龄雌雄虫对芳樟醇的行为反应
Table 2 Behavioral responses of the 4th-instar female and male *Locusta migratoria* to linalool

植物挥发物 Plant volatiles	剂量 (μg) Doses	驱避率 (%)		引诱率 (%)		P 值	
		Repellent rate (%)		Attracting rate (%)		P value	
		雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male
芳樟醇 Linalool	1 500	13	17	42	58	0.057 2	0.011 0
	1 000	21	29	50	46	0.024 8	0.047 4
	500	50	42	33	38	0.374 9	0.643 3
	250	17	21	38	42	0.131 7	0.326 1

2.3 饱食和饥饿处理的飞蝗 4 龄若虫对癸醛和芳樟醇的行为反应

2.3.1 饱食和饥饿处理的飞蝗 4 龄若虫对癸醛的行为反应 如图 3 和图 4 所示, 经过饱食和饥饿处理后, 不同剂量的癸醛对雌雄虫的引诱率和驱避率均存在差异。雌虫中, 500 μg 和 1 000 μg 的癸醛对饥饿条件下飞蝗的引诱率显著高于驱避率, 引诱率分别是驱避率的 3.5 倍和 2.4 倍。

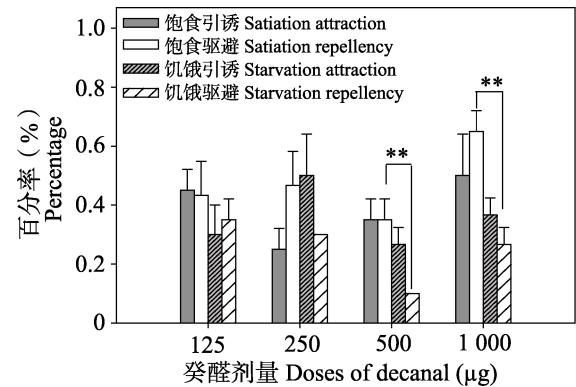


图 3 饥饿和饱食状态下飞蝗 4 龄雌虫对癸醛的行为反应

Fig. 3 Behavioral responses of the 4th-instar female *Locusta migratoria* to decanal under starvation and satiety

*为 0.01<P<0.05 代表同一剂量下, 饥饿或饱食下引诱和驱避具有显著差异, **为 P<0.01 代表饥饿或饱食下引诱和驱避具有极显著差异。#为 0.01<P<0.05 代表饥饿和饱食状态下, 引诱率具有显著差异。下图同。
* indicates a significant difference between the attraction rate and the repellent rate at the same dose of the volatile under starvation and satiety status (0.01<P<0.05).
** indicates an extremely significant difference between the attraction rate and the repellent rate at the same dose of the volatile under starvation and satiety status (P<0.01).
means a significant difference in the attracting rate between the starvation condition and the satiety condition (0.01<P<0.05). The same below.

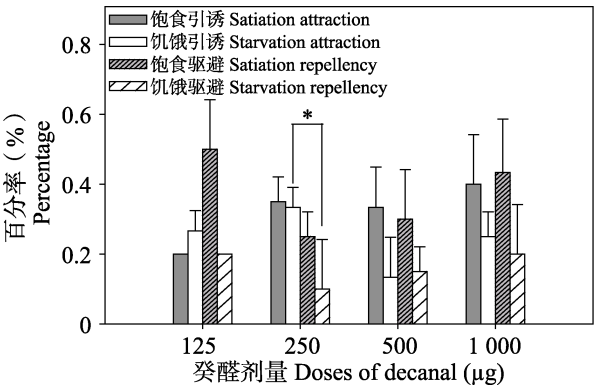


图 4 饥饿和饱食状态下飞蝗 4 龄雄虫对癸醛的行为反应

Fig. 4 Behavioral responses of the 4th-instar male *Locusta migratoria* to decanal under starvation and satiety

在 125 μg 和 250 μg 两个低剂量下, 饥饿条件下的引诱率高于驱避率, 但差异不显著。饱食条件下的引诱率和驱避率变化较小。雄虫中, 用 250 μg 癸醛处理时, 饥饿条件下的引诱率显著高于驱避率。癸醛其余剂量对同一处理条件下虫体的引诱率和驱避率无显著差异, 同一剂量癸醛对饥饿和饱食状态下飞蝗的引诱率也无显著影响。
2.3.2 饱食和饥饿处理的飞蝗 4 龄若虫对芳樟醇的行为反应 如图 5 和图 6 所示, 饱食和饥饿状态下的飞蝗雌雄虫对不同剂量的芳樟醇可产生不同的行为反应。250 μg 的芳樟醇对饱食状态下雌虫的引诱率显著大于驱避率, 500 μg 的芳樟醇均显著引诱饱食和饥饿状态下的雌虫, 引诱率达 50%。125 μg 和 1 000 μg 的芳樟醇对饱食和饥饿处理的雌雄虫均无显著的引诱效果。只有 500 μg 的芳樟醇对饥饿状态下雄虫的引诱率显著高于驱避率。从图中可以看出, 芳樟醇对饥饿状态下飞蝗雄虫的引诱率均高于饱食状态下的

雄虫, 在 500 μg 剂量下, 呈现显著差异。说明与饱食状态相比, 饥饿状态下的飞蝗雌虫更易被芳樟醇所引诱。

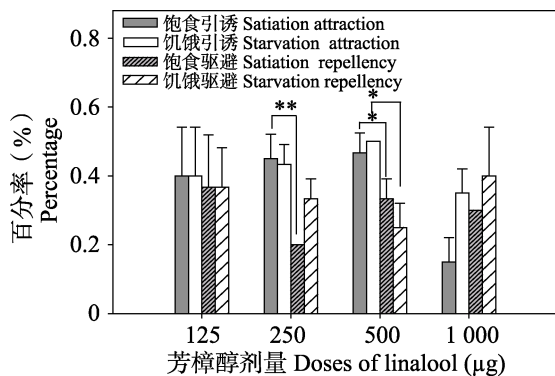


图5 饥饿和饱食状态下飞蝗4龄雌虫对芳樟醇的行为反应

Fig. 5 Behavioral responses of the 4th-instar female *Locusta migratoria* to linalool under starvation and satiety

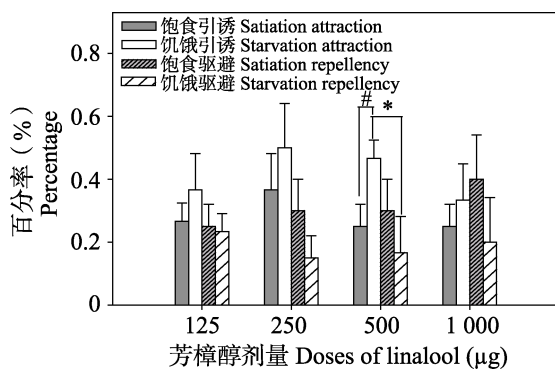


图6 饥饿和饱食状态下飞蝗4龄雄虫对芳樟醇的行为反应

Fig. 6 Behavioral responses of the 4th-instar male *Locusta migratoria* to linalool under starvation and satiety

3 讨论

本研究通过触角电位仪测定了飞蝗4龄若虫对禾本科寄主植物2种挥发物——癸醛和芳樟醇的反应。研究表明, 雌雄虫对不同剂量的癸醛和芳樟醇产生了不同的反应。随着剂量的增加, EAG值呈现先升高后降低的趋势, 均在500 μg 剂量时达到最高, 表明植物挥发物的剂量会影响飞蝗触角的电位反应, 且存在最佳剂量范围。因此, 本研究表明飞蝗对寄主植物挥发物的触角电位反应具有剂量依赖效应。前人研究发现

红脂大小蠹 *Dendroctonus valens* 对 α -松萜的剂量效应与飞蝗相似 (White and Hobson, 1993)。本文研究结果发现, 飞蝗雌雄虫对同一种挥发物的EAG值呈现显著性差异。Light等 (1992) 研究了苜蓿广肩小蜂 *Bruchophagus roddi* 对39种气味物质的EAG反应, 发现雌雄蜂对一半以上化合物的反应存在显著差异; 棉褐带卷蛾 *Adoxophyes orana* 雌蛾对22种花香化合物的EAG反应普遍高于雄蛾 (Raguso et al., 1996); 雌性地中海蜡食蝇 *Ceratitis capitata* 对桔子挥发物的EAG反应比雄性敏感 (Hernández et al., 1996); 雌雄黄杉种子小蜂 *Megastigmus spermoterophus* 对气味物质的EAG反应也具有差异 (郭线茹等, 2003)。灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens* 雌雄虫触角对精油的反应也存在差异 (张方梅等, 2018), 光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 雌虫的离体触角比雄虫的离体触角活性时间更久, EAG反应存在明显差异 (范丽清等, 2012)。由上可见, 雌雄触角电位反应差异在昆虫中普遍存在。赵冬香等 (2006) 认为雌雄虫的EAG反应差异的原因是由昆虫雌雄个体在寻找寄主及产卵、繁殖后代中的作用不同所造成的。昆虫雌雄个体对气味物质的反应存在差异可能与其触角上传感器的差异相关 (胡基华, 2012)。但是, 高倩等 (2007) 发现, 飞蝗雌雄触角上的传感器种类及数量没有差异。推测昆虫表现出的雌雄差异可能是由于嗅觉传感器的气味受体不同, 其结合的挥发物存在差异 (樊慧等, 2004), 因此, 有关飞蝗雌雄虫嗅觉传感器受体是否存在差异, 尚待进一步研究。

本文通过电生理实验初步研究了癸醛和芳樟醇对飞蝗4龄若虫嗅觉系统的影响, 以不同剂量梯度对飞蝗的行为反应进行了研究, 发现高剂量的芳樟醇和癸醛易可引诱4龄飞蝗, 雌雄略有差异。飞蝗对高浓度挥发物具有趋向性, 促使飞蝗靠近并产生取食行为 (王鹏, 2019)。

经过饥饿和饱食处理后, 飞蝗雌雄虫对气味物质的行为反应也发生了相应的变化。经过饥饿和饱食处理后, 癸醛和芳樟醇在不同剂量下对雌虫的引诱率均高于雄虫, 造成这种结果的原因可能是雌雄之间的性别差异所导致的, 雌雄虫之间

存在特殊的受体, 雌性可能更易被寄主植物吸引(杨柳等, 2012)。经过饥饿处理后, 在所有剂量下, 雌雄虫均表现出引诱作用大于驱避作用。另外, 芳樟醇对饥饿状态下飞蝗雄虫的引诱率均高于饱食状态下的雄虫。Tan 等(2019)发现饥饿会激活信号肽基因使其表达增加, 可能促使大脑的神经系统刺激虫体取食。因此, 饥饿胁迫会刺激昆虫的神经系统, 调节其行为(Zhang *et al.*, 2019)。饱食处理后, 信号肽基因的下调会抑制蝗虫的觅食行为, 而个别剂量还会引起蝗虫的引诱效果, 可能还有其它因素也会起一定的作用(Tan *et al.*, 2019)。

飞蝗对环境条件做出不同的行为反应是基本的生物学功能, 除触角外, 其口器的下颚须、下唇须及虫体其他感觉器官都在发挥作用, 从而驱动整个中枢神经系统做出相应的行为反应。本实验结果发现雌雄虫对癸醛和芳樟醇 2 种植物挥发物的反应存在差异, 可能与雌雄虫触角的感器数量及所包含的神经元等存在差异密切相关。高倩等(2007)发现飞蝗雌雄虫触角上的锥形和腔锥形感器数量存在差异。Ochieng 和 Hansson(1999)认为沙漠蝗对植物挥发物的反应与腔锥形感器相关。另外, Cui 等(2011)研究发现飞蝗的每种感器有不同的功能亚型, 每种功能亚型包含不同数量的神经元, 不同神经元的感器对不同气味物质的反应存在差异。本研究通过触角电位及行为实验初步探究了飞蝗对 2 种禾本科植物挥发物的触角电位及行为反应, 研究结果可为后续嗅觉感受系统的功能研究奠定基础。

参考文献 (References)

- Cui XJ, Wu CH, Zhang L, 2011. Electrophysiological response patterns of 16 olfactory neurons from the trichoid sensilla to odorant from fecal volatiles in the locust, *Locusta migratoria manilensis*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 77(2): 45–57.
- 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.]
- Fan H, Jin YJ, Li JQ, Chen HJ, 2004. Advances on plant volatile semiochemicals attracting herbivorous insects. *Journal of Beijing Forestry University*, 26(3): 76–81. [樊慧, 金幼菊, 李继泉, 陈华君, 2004. 引诱植食性昆虫的植物挥发性信息化合物的研究进展. 北京林业大学学报, 26(3): 76–81.]
- Fan LQ, Yan SC, Cheng H, Sun ZH, 2012. Antenna activity and EAG responses of Asian longhorn beetle *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) to plant terpenes. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(11): 143–146. [范丽清, 严善春, 程红, 孙宗华, 2012. 光肩星天牛对寄主植物萜烯类化合物触角活性和电位反应. 东北林业大学学报, 40(11): 143–146.]
- Gao Q, Zhang SQ, Zhang L, 2007. Comparison of number and distribution of sensillum on different developmental antenna of *Locusta migratoria manilensis*. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 22(4): 29–33. [高倩, 张善干, 张龙, 2007. 东亚飞蝗触角感器数量及分布在不同发育阶段的变化. 北京农学院学报, 22(4): 29–33.]
- Guo XR, Yuan GH, Jiang JW, Ma JS, 2003. Electroantennogram responses of insects to volatile secondary compounds from plants. *Journal of Henan Agricultural University*, 37(1): 18–22. [郭线茹, 原国辉, 蒋金炜, 马继盛, 2003. 植物挥发性次生物质对昆虫触角电位反应的影响. 河南农业大学学报, 37(1): 18–22.]
- Hassanali A, Njagi PGN, Bashir MO, 2005. Chemical ecology of locusts and related acridids. *Annual Review of Entomology*, 50: 223–245.
- Hernández MM, Sanz I, Adelantado M, Ballach S, Primo E, 1996. Electroantennogram activity from antennae of *Ceratitis capitata* (Wied.) to fresh orange airborne volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 22(9): 1607–1619.
- Hu JH, 2012. Copulation behaviour and structure of antennal lobe of *Ambrostoma quadriimpressum* Motschulsky. Doctoral dissertation. Northeast: Northeast Forestry University. [胡基华, 2012. 榆紫叶甲交配机制及触角叶构造研究. 博士学位论文. 东北: 东北林业大学.]
- Kang L, Hopkins TL, 2004. Behavior and olfactory responses of plant black mites to plant odors and plant volatile compounds. *Chinese Science Bulletin*, 49(1): 81–85. [康乐, Hopkins TL, 2004. 黑蝗初孵蝗蝻对植物气味和植物挥发性化合物的行为和嗅觉反应. 科学通报, 49(1): 81–85.]
- Li J, Zhang L, Wang X, 2016. An odorant-binding protein involved in perception of host plant odorants in locust *Locusta migratoria*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 91(4): 221–229.
- Li SH, Wang P, Dong WX, 2017. The behavioral response of nymph of locust, *Locusta migratoria manilensis*, to volatiles of two plants. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 32(3): 2–6.

- [李思翰, 王鹏, 董文霞, 2017. 飞蝗对 2 种植物挥发物的嗅觉行为反应. 北京农学院学报, 32(3): 2–6.]
- Light DM, Kamm JA, Buttery RG, 1992. Electroantennogram response of alfalfa seed chalcid, *Bruchophagus roddi* (Hymenoptera: Eurytomidae) to host-and nonhost-plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 18(3): 333–352.
- Ochieng SA, Hansson BS, 1999. Responses of olfactory receptor neurons to behaviourally important odours in gregarious and solitary desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology*, 24(1): 28–36.
- Qin JD, Guo W, Zheng ZY, 1957. Food specialization and food utilization of the oriental migratory locust and the influence of different food plants on its growth and fecundity. *Acta Entomologica Sinica*, 7(2): 143–166. [钦俊德, 郭鄂, 郑竺英, 1957. 东亚飞蝗的食性和食物利用以及不同食料植物对其生长和生殖的影响. 昆虫学报, 7(2): 143–166.]
- Raguso RA, Light DM, Pickersky E, 1996. Electroantennogram responses of *Hyles lineata* (Sphingidae: Lepidoptera) to volatile compounds from *Clarkia breweri* (Onagraceae) and other moth-pollinated flowers. *Journal of Chemical Ecology*, 22(10): 1735–1766.
- Suh E, Bohbot JD, Zwiebel LJ, 2014. Peripheral olfactory signaling in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 6: 86–92.
- Tan SQ, Li AM, Wang Y, Shi WP, 2019. Role of the neuropeptide F₁ in regulating the appetite for food in *Locusta migratoria*. *Pest Management Science*, 75(5): 1304–1309.
- Wang P, 2019. Behavioral response of locusts driven by plant volatiles sensing at different range. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [王鹏, 2019. 飞蝗感受不同范围的植物挥发物的行为反应. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Wang P, Yin X, Zhang L, 2019. Plant approach-avoidance response in locusts driven by plant volatile sensing at different ranges. *Journal of Chemical Ecology*, 45(4): 410–419.
- White PR, Hobson KR, 1993. Stereospecific antennal response by red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* to chiral monoterpenes from ponderosa pine resin. *Journal of Chemical Ecology*, 19(10): 2193–2202.
- Yadav J, Tan CW, Hwang SY, 2010. Spatial variation in foliar chemicals within radish (*Raphanus sativus*) plants and their effects on performance of *Spodoptera litura*. *Environmental Entomology*, 39(6): 1990–1996.
- Yang L, Zeng XN, Zhao JP, 2012. Mehta analysis of the regulation of plant volatiles on insect behavior. *World Pesticides*, 34(4): 28–32. [杨柳, 曾鑫年, 赵金鹏, 2012. 植物挥发物对昆虫行为调控作用的梅塔分析. 世界农药, 34(4): 28–32.]
- Zhang DW, Xiao ZJ, Zeng BP, Li K, Tang YL, 2019. Insect behavior and physiological adaptation mechanisms under starvation stress. *Frontiers in Physiology*, doi: 10.103389/fphys.2019.00163.
- Zhang FM, Qiao L, Pan PL, Wang GJ, Yin J, Chen LJ, 2018. Electroantennogram and behavioral responses of *Ectropis grisescens* (Lepidoptera: Geometridae) to essential oils from three not-host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 61(5): 565–573. [张方梅, 乔利, 潘鹏亮, 王国君, 尹健, 陈利军, 2018. 灰茶尺蠖对三种非寄主植物精油的触角电位和行为反应. 昆虫学报, 61(5): 565–573.]
- Zhao DX, Lu FP, Mo SS, Wang AP, 2006. Effect of several plant volatiles on antenna electrophysiological activity of *Brontispa longissima* (Gestro). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 27(3): 66–69. [赵冬香, 卢芙萍, 莫圣书, 王爱萍, 2006. 几种植物挥发物对椰心叶甲成虫的触角电生理活性. 热带作物学报, 27(3): 66–69.]